SÉRIE E
N° d'ordre : 57

THÈSES

PRÉSENTÉES

LA FACULTÉ DES SCIENCES DE STRASBOURG

POUR OBTENIR LE GRADE

DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Paul JAEGER

PHARMACIEN
LICENCIÉ ÈS-SCIENCES NATURELLES
Assistant de Botanique
à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg

PREMIÈRE THÈSE

ÉTUDE DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES DIPSACACÉES

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 4 FEV. 1937 *devant la Commission d'examen.*

MM. TERROINE, Professeur, *Président.*
DUBOIS, Professeur
CHERMEZON, Professeur } *Examinateurs.*

NANCY
IMPRIMERIE ARTS GRAPHIQUES MODERNES

1937

SÉRIE E
N° d'ordre : 57

THÈSES

PRÉSENTÉES

LA FACULTÉ DES SCIENCES DE STRASBOURG

POUR OBTENIR LE GRADE

DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Paul JAEGER

PHARMACIEN
LICENCIÉ ÈS-SCIENCES NATURELLES
Assistant de Botanique
à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg

PREMIÈRE THÈSE

ÉTUDE DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES DIPSACACÉES

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 4 FÉV. 1937 *devant la Commission d'examen.*

MM. TERROINE, Professeur, *Président.*
DUBOIS, Professeur
CHERMEZON, Professeur } *Examinateurs.*

NANCY
IMPRIMERIE ARTS GRAPHIQUES MODERNES

1937

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen ..... M. A. DANJON, Professeur d'Astronomie.

Doyen honoraire ..... M. E. BATAILLON.

Professeurs honoraires .... MM. E. CHATTON — E. ESCLANGON — M. FRÉCHET — H. GAULT — M. GIGNOUX — L. HACKSPILL — E. DE MARGERIE — G. RIBAUD — E. TOPSENT — G. VALIRON — H. VILLAT.

Professeurs

MM.	P. WEISS	Physique générale.
	E. ROTHÉ	Physique du Globe.
	H. OLLIVIER	Physique générale.
	C. HOUARD	Botanique.
	E. TERROINE	Physiologie générale.
	J. DE LAPPARENT	Minéralogie et Pétrographie.
	R. THIRY	Mécanique rationnelle.
	G. CERF	Analyse supérieure.
	G. DUBOIS	Géologie et Paléontologie.
	P. FLAMANT	Calcul différentiel et intégral.
	E. CORNEC	Chimie générale.
	P. DE BEAUCHAMP	Zoologie et anatomie comparée.
	L. BOUNOURE	Biologie générale.
	R. ROMANN	Chimie minérale et Chimie physique.
	G. FOEX	Physique expérimentale.
	A. KIRRMANN	Chimie organique.
	H. CARTAN	Mathématiques générales.
	H. WEISS	Physico-chimie des hydrocarbures.
	H. CHERMEZON	Botanique.
	G. REMPP	Physique du Globe.
	J. LACOSTE	Physique du Globe.
	G. HUGEL	Chimie du Pétrole.
	P. A. REMY	Zoologie.
	R. HOVASSE	Biologie générale.
	R. BONNET	Physique et Chimie biologiques.

Maîtres de conférences

MM.	Ch. STAEHLING	Chimie appliquée.
	J. MARESQUELLE	Botanique.
	P. SOLEILLET	Physique mathématique.
	A. CHRÉTIEN	Chimie minérale.
	A. ROUSSEL	Mathématiques générales.
	R. HOCART	Minéralogie.
	H. FORESTIER	Chimie.
	L. NÉEL	Physique générale.
	A. WEIL	Mathématiques.

Secrétaire ..... M. G. CUVIER.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

INTRODUCTION

Nos connaissances relatives aux deux phases composant le cycle évolutif complet des végétaux (sporophyte diploïde et gamétophyte haploïde), sont de date relativement récente. Les limites communes à ces deux phases d'étendues si inégales, de même que leurs caractères essentiels, n'ont été fixés que le jour où d'importantes particularités de la division nucléaire ont été découvertes, grâce aux méthodes histologique et cytologique nouvellement instaurées.

Le sporophyte des végétaux supérieurs manifeste, souvent, sa sensibilité à l'égard du milieu ambiant. Les variations diverses que peuvent subir les conditions extérieures de vie retentissent, plus ou moins nettement et plus ou moins fortement, sur sa morphologie. — Mais, si le gamétophyte n'a pas été le siège de variations simultanées, les modifications observées restent individuelles, non héréditaires, sans valeur évolutive, et disparaissent avec l'individu si les conditions initiales de vie sont rétablies.

Les caractères offerts par les gamétophytes, particulièrement par les éléments sexuels, sont, au contraire, d'une grande fixité. — Ces éléments sexuels peuvent cependant varier, notamment dans leur constitution nucléaire. Mais ces variations, même lorsqu'elles sont de faible amplitude, sont définitives, immédiatement héréditaires et retentissent, souvent fortement, sur la morphologie du sporophyte.

La grande stabilité relative des caractères des gamétophytes; l'importance évolutive de leurs variations, particulièrement des variations qui intéressent les éléments sexuels, ont assuré aux faits qui les concernent une importance capitale en Biologie générale, spécialement en Génétique. — Les classifications qui, en dehors des caractères morphologiques, font appel désormais aux données fournies par l'histologie, la cytologie, la physiologie et la chimie végétales, basent la distinction des grands groupes, aussi solidement sur les documents tirés du gamétophyte que sur ceux fournis par le sporophyte.

Chez les Phanérogames, les Angiospermes en particulier, les gamétophytes mâle et femelle sont de très faible étendue par rapport au sporophyte. — Dans les gamétophytes eux-mêmes, les cellules sexuelles constituent une proportion, parfois très importante, de la masse totale. De sorte que l'étude des gamétophytes se confond, sensiblement, avec celle des cellules sexuelles proprement dites.

L'étude de la sexualité des plantes supérieures comporte ainsi deux catégories bien distinctes de recherches, portant, à la fois, sur les gamétophytes et sur la fraction du sporophyte qui entre dans la constitution morphologique des appareils sexuels mâle et femelle : recherches dans lesquelles on envisage la constitution morphologique et histologique, ainsi que le fonctionnement macroscopique de ces appareils ; recherches cytogénétiques, qui permettent de pénétrer plus avant dans l'intimité des phénomènes sexuels proprement dits, ou de ceux qui sont plus ou moins étroitement liés à la sexualité.

Notre travail apporte une contribution à nos connaissances sur la sexualité, et sur quelques phénomènes satellites de la sexualité, dans la famille des Dipsacacées. — Nous

considérons, successivement, l'appareil sexuel mâle et l'appareil sexuel femelle, dans le but de dégager les diverses particularités dont ils sont le siège, et d'en interpréter la signification biologique. — Tout spécialement, nous nous proposons de voir si la sexualité de ces végétaux est engagée dans une progression phylogénétique, et dans quel sens elle s'oriente : celui de l'unisexualité mâle, celui de l'unisexualité femelle ou, à la fois, vers ces deux états sexuels. — Une telle évolution engendre habituellement des états intermédiaires souvent nombreux et complexes, entre la forme hermaphrodite de départ et la forme terminale, mâle ou femelle : nous les envisageons également.

Notre exposé comprend trois parties. — La première rapporte des observations d'ordre purement morphologique, et révèle l'existence des diverses modalités du gynodimorphisme ou de l'androdimorphisme, dans un nombre assez important d'espèces, et même dans un genre, où ces états sexuels n'avaient pas encore été signalés.

La deuxième partie, divisée en quatre chapitres, comporte : 1°) la description générale de l'appareil sexuel mâle, dans la fleur, sur le capitule et sur l'individu. — 2°) La description de l'appareil sexuel femelle. — 3°) L'étude cytologique et caryologique de la sexualité mâle. — 4°) L'exposé des faits observés relatifs au paragynodimorphisme.

Dans la troisième partie, nous décrivons le mode de répartition dans l'espace, et la descendance des diverses formes sexuelles de Dipsacacées gynodimorphes, ainsi que le dimorphisme saisonnier présenté par Knautia arvensis.

Les 61 espèces de Dipsacacées sur lesquelles nous avons fait porter nos recherches, sont consignées dans la liste suivante : les noms d'espèces y sont suivis, une fois pour toutes, des noms d'auteurs.

GENRE *Dipsacus*

D. azureus SCHRENK
D. ferox LOIS.
D. fullonum MILL.
D. laciniatus L.
D. pilosus L.
D. strigosus WILLD.
D. silvestris MILL.

GENRE *Cephalaria*

C. alpina SCHR.
C. ambrosioides SCHR.
C. centauroides R. et S.
C. corniculata R. et S.
C. graeca R. et SCHR.
C. leucantha SCHR.
C. radiata GRSB.
C. rigida SCHR.
C. speciosa BOISS.
C. syriaca SCHR.
C. tataria SCHR.
C. Tchihatchevii BOISS.
C. transylvanica SCHR.
C. uralensis SCHR.

GENRE *Knautia*

K. arvensis COULT.
K. hybrida COULT.
K. orientalis L.
K. longifolia KOCH.
K. silvatica DUBY

GENRE *Morina*

M. longifolia WALL.
M. persica L.

GENRE *Pterocephalus*

P. palaestinus COULT.
P. perennis VAILL.
P. plumosus COULT.

GENRE *Scabiosa*

S. africana L.
S. atropurpurea L.
S. australis WULF.
S. brachiata SIBTH. et SM.
S. caucasica BBRST.
S. Columbaria L.
S. cretica L.
S. Fischeri D. C.
S. fumaroides vis. BANAT.
S. graminifolia L.
S. gramuntia L.
S. Hookeri C. B. CLARK.
S. leucophylla BORB.
S. lucida VILL.
S. maritima L.
S. micrantha DESF.
S. ochroleuca L.
S. Parnassi
S. plumosa SIBTH. et SM.
S. prolifera L.
S. pyrenaica ALL.
S. rotata M. B.
S. rutaefolia VAHL.
S. stellata L.
S. silenifolia WALDST. et RIT.
S. suaveolens DESF.
S. Succisa L. (= *Succisa pratensis* MOENCH)
S. triniaefolia FRIC.
S. ucranica L.
S. vestina KOCH

Avant d'exposer les résultats de nos cinq années de recherches, nous avons le très agréable devoir de donner ici le témoignage de notre profonde gratitude et de notre entier dévouement, à Monsieur le Professeur LAVIALLE *de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg. — En* 1931. *M.* LAVIALLE *nous fit l'honneur de nous choisir comme assistant. Dès ce moment, il n'a cessé de nous guider et de nous donner des marques d'affectueuse bienveillance. — Convaincu de l'intérêt que présenterait une étude approfondie de la sexualité dans la famille des Dipsacacées, il nous a offert ce sujet de travail aussi difficile que passionnant : sujet que nous sommes d'ailleurs loin d'avoir exploré complètement. Nous n'oublierons pas les conseils, les encouragements et cette aide si précieuse que M.* LAVIALLE *nous a toujours prodigués.*

Nos sentiments de vive reconnaissance vont également à Monsieur le Professeur TERROINE, *Directeur de l'Institut de Physiologie générale de la Faculté des Sciences de Strasbourg. — Nous avons suivi son enseignement captivant pendant trois années, au cours desquelles le savant physiologiste a éveillé en nous la curiosité scientifique et le goût de la recherche. — En acceptant la présidence de notre jury de thèse, M.* TERROINE *nous a donné une marque de confiance qui nous a vivement touché.*

Notre dette est particulièrement grande envers Monsieur le Professeur CHERMEZON, *de l'Institut Botanique de la Faculté des Sciences de Strasbourg. Nous sommes heureux de le remercier de ses précieux conseils, ainsi que de l'intérêt qu'il a témoigné au travail de son ancien élève.*

Monsieur le professeur DUBOIS, *notre Maître de Géologie, a bien voulu accepter d'être membre de notre jury de thèse. Nous tenons à lui exprimer ici notre bien vive gratitude.*

Nous avons encore le devoir de dire notre reconnaissance sincère, à tous nos Maîtres de la Faculté de Pharmacie et de la Faculté des Sciences de Strasbourg.

Monsieur BOHN, *Chef des Travaux de Micrographie à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, nous a fréquemment aidé de ses conseils. Nous avons toujours apprécié sa compétence technique, et nous en avons largement bénéficié. Nous le remercions très chaleureusement.*

C'est aussi un devoir pour nous, d'exprimer les mêmes sentiments à Monsieur le Chanoine E. LOYSON, *ainsi qu'à* Messieurs ISSLER, WALTER *et* LATOUR, *dont la parfaite connaissance de la flore d'Alsace nous a été si utile.*

Nous remercions enfin M. THOMAS *et* M. HUBER *qui nous ont secondé dans l'illustration de cette thèse.*

***

Nous nous permettons d'informer le lecteur que, pour alléger le texte et faciliter sa lecture, nous avons cru devoir faire quelques abréviations. Par exemple : nous dirons couramment, par contraction, que tel capitule ou tel pied est gynomonoïque ou andromonoïque, bien que chacun de ces termes traduise un état sexuel particulier à une espèce, et non à un individu ou à une inflorescence.

***

Signification de quelques termes fréquemment utilisés dans ce travail

Androdimorphisme (Uexkull-Gyllenband). — État sexuel de plantes, soit andromonoïques, soit androdioïques.

Androdiœcie (Darwin). — État sexuel d'une espèce pourvue de pieds portant, les uns des fleurs hermaphrodites, les autres uniquement des fleurs mâles.

Andromonœcie (Darwin). — État sexuel d'une espèce pourvue de pieds portant, à la fois, des fleurs hermaphrodites et des fleurs mâles.

Gynodimorphisme (Uexkull-Gyllenband). — État sexuel de plantes, soit gynomonoïques, soit gynodioïques.

Gynodiœcie (Darwin). — État sexuel d'une espèce pourvue de pieds portant, les uns des fleurs hermaphrodites, les autres uniquement des fleurs femelles.

Gynomonœcie (Darwin). — État sexuel d'une espèce pourvue de pieds portant, à la fois, des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles.

Pléogamie mâle. (Loew et Schulz) — Coexistence, dans une même espèce, de l'andromonœcie et de l'androdiœcie.

Pléogamie femelle (Loew et Schulz). — Coexistence, dans une même espèce, de la gynomonœcie et de la gynodiœcie.

Pléogamie complexe (Loew et Schulz). — Coexistence, dans une même espèce, de l'andromonœcie, de l'androdiœcie, de la gynomonœcie et de la gynodiœcie.

Paragynodimorphisme [Paragynomonœcie et Paragynodiœcie] (Correns). — Les états réductionnels de l'androcée sont provoqués, ici, par des causes autres que celles qui président à l'évolution phylogénétique vers l'unisexualité femelle.

Paraandrodimorphisme [Paraandromonœcie et Paraandrodiœcie] (Correns). — Les états réductionnels du gynécée sont provoqués, ici, par des causes autres que celles qui président à l'évolution phylogénétique vers l'unisexualité mâle.

PREMIÈRE PARTIE

Chapitre I

APERÇU SUR L'ÉVOLUTION DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES PLANTES SUPÉRIEURES

Quand, en 1894, CHATIN faisait, à la Société Botanique de France, sa communication sur « *l'hermaphrodisme dans ses rapports avec la mesure de la gradation des végétaux* », on était porté à croire que l'état hermaphrodite est le stade le plus évolué vers lequel aspireraient les plantes supérieures. Selon lui, dans les embranchements inférieurs, l'unisexualité l'emporte sur l'hermaphrodisme, alors que dans les embranchements supérieurs l'état hermaphrodite devient la règle. — « Les Monocotylédones à fleurs nues, dit-il, sont encore unisexuées... L'hermaphrodisme devient plus fréquent chez les Monocotylédones à périanthe corolloïde » (p. 386) ... « Le grand embranchement des Dicotylédones présente, à son tour : en bas, des fleurs unisexuées; en haut, des fleurs hermaphrodites »... « Avec les Gamopétales, l'hermaphrodisme devient la règle » (**19**, p. 388).

Il semble qu'actuellement cette manière de voir soit considérablement battue en brèche, et cela, grâce aux résultats fournis par deux moyens d'investigation : 1° les documents paléontologiques; 2° les processus évolutifs qui se déroulent actuellement sous nos yeux.

Les documents paléontologiques.

Deux questions se posent : 1° les ancêtres des plantes supérieures actuelles étaient-ils pourvus de fleurs hermaphrodites ou de fleurs unisexuées? 2° quel était l'état sexuel de la fleur primitive des Angiospermes?

En 1903, HALLIER (**67**, p. 307) déclare que la fleur primitive des Angiospermes est la fleur des Magnoliacées, c'est-à-dire une fleur hermaphrodite de Cycadées, acyclique, polyandre et polygyne, à réceptacle allongé, à périanthe polyphylle, à étamines de *Cycas* extrorses et à deux thèques, aux feuilles carpellaires multiovulées et closes. Les fleurs de toutes les Dicotylédones et Monocotylédones en dérivent par réduction, différenciation ou même par fusion des organes présents.

La fleur primitive des Angiospermes serait donc hermaphrodite et appartiendrait au groupe des Ranales, dont les ancêtres seraient à rechercher parmi les Cycadées.

C'est encore HALLIER qui nous indique la voie de la recherche, quand il dit que les Bennettitacées sont un échelon intermédiaire fossile entre les Cycadacées et les Magnoliacées (1902, **66**, p. 478). Mais, de la fleur hermaphrodite de *Cycadeoidea daco-*

tensis, trouvée et décrite par WIELAND (1913, **9**, p. 40), avec son réceptacle allongé, ses nombreuses bractées à disposition spiralée, son verticille staminal formé de sporophylles pennées qui ressemblent beaucoup plus à une fronde de fougère qu'à une étamine d'Angiosperme, et ses ovules isolés supportés par de longs pédicelles, il y a loin jusqu'à la fleur d'une Ranale. Il en est de même de cette angiospermie purement apparente due à des écussons portés par de longs pédicelles qui, en dépassant les ovules orthotropes, s'élargissent en formant une enveloppe protectrice.

Donc, malgré certaines ressemblances : présence de fleurs hermaphrodites, mégasporophylles situées au-dessus des microsporophylles, les différences signalées, ainsi que notre ignorance complète sur ce qu'était la génération haploïde des Bennettitacées, ne nous permettent pas d'établir des liens de parenté étroits avec les Angiospermes. Aussi, en 1924, HALLIER, ajoute-t-il moins d'importance aux Bennettitacées.

ARBER et PARKIN (1907, **1**) font dériver les Angiospermes tertiaires et actuelles d'un groupe mésozoïque purement hypothétique : les Hémiangiospermes. Ces végétaux diffèrent quelque peu des Bennettitacées : à la place des microsporophylles si particulières des Bennettitacées, les auteurs conçoivent des étamines à filaments courts, à anthères longues et à disposition spiralée; à la place des mégasporophylles de *Bennettites*, ils admettent l'existence de feuilles carpellaires ouvertes avec des macrosporanges sur les bords. Par suite du rapprochement et de la fusion des bords des feuilles carpellaires, et du développement d'un dispositif chargé de la captation du pollen, les Hémiangiospermes hypothétiques de ARBER et PARKIN deviennent Angiospermes.

ENGLER (1926, **47**, p. 136) conçoit un autre groupe hypothétique, ancêtre des Angiospermes actuelles : les Protangiospermes. Ce groupe est conçu d'une façon telle, qu'il offre la possibilité de pouvoir en faire dériver les Angiospermes apérianthées et à périanthe simple, au même titre que les Ranales. La fleur des Protangiospermes d'ENGLER est une fleur hermaphrodite sans périanthe, ou munie d'une ébauche de périanthe. Les mégasporophylles sont au-dessus des microsporophylles. Les microsporanges sont localisés sur les parties dorsales et ventrales, tout près du bord des sporophylles qui, elles, auraient une disposition indéterminée, spiralée ou verticillée. Les mégasporophylles sont pourvues d'un stigmate destiné à capter les microspores, le plus souvent amenées par le vent. — Cette même hypothèse est citée par M. BEAUVERIE (1933, **4**, p. 40), qui fait remarquer que les Bennettitées sont trop différentes des Angiospermes pour qu'on puisse les croire en parenté directe. Pour M. BEAUVERIE, également, il y aurait eu des Protangiospermes intermédiaires entre les Bennettitées et les Angiospermes.

EMBERGER (1931, **44**, p. 44), parlant de la fleur primitive des Angiospermes, écrit : « *Nous ne savons rien des ascendants directs des Angiospermes. Il paraît certain qu'il faille les rechercher chez les Cryptogames vasculaires et non chez les Gymnospermes. Au moment de l'apparition des Angiospermes (Crétacé), les Gymnospermes semblent ne plus avoir été aptes à engendrer un rameau aussi vigoureux que celui des Angiospermes. Aucun groupe fossile ou actuellement vivant ne peut nous donner des éclaircissements sur l'origine des Angiospermes* ».

GUIGNARD (1903, **63**, p. 27) parlant de l'ascendance des Phanérogames en général écrit : « *C'est aux Cryptogames vasculaires hétérosporées qu'elles se rattachent le plus directement, et l'on peut déjà considérer, par exemple, l'épi sporangifère des Prêles et*

des Lycopodes, comme une fleur asexuée ou neutre, celui des Sélaginelles comme une fleur bisexuée ou hermaphrodite. Toutefois, dans cette dernière, les organes femelles ou macrospores occupent souvent la partie inférieure et les organes mâles ou microspores le sommet. C'est toujours la disposition inverse que l'on trouve chez les Phanérogames, où la fleur bisexuée porte les étamines en bas et les carpelles en haut ».

L'état fragmentaire de nos documents paléontologiques ne permettant pas de rattacher, d'une façon précise, les Angiospermes à des ascendants fossiles, nous ne pouvons pas donner une réponse décisive quant au sexe de leurs ancêtres. Cependant, l'état hermaphrodite des Bennettitacées, comme l'état hermaphrodite des épis sporangifères des Sélaginelles, par exemple, s'ils ne sont pas une preuve, n'en constituent pas moins une forte présomption en faveur de la monoclinie des ascendants des Angiospermes actuelles.

Si, de plus, nous admettons, avec HALLIER (1903, **67**, p. 307), que la fleur primitive des Angiospermes est la fleur des Magnoliacées polyandre et polygyne, une réduction a dû intervenir pour diminuer le nombre des étamines et des carpelles. Et ainsi, il devient vraisemblable, dit ENGLER (1926, **47**, p. 136), que des lignées assez isolées et pauvres en genres comme les Verticillatées (Casuarinacées), les Pipérales (Saururacées et Pipéracées), les Salicales (*Populus* et *Salix*), les Myricales, les Juglandales, les Fagales (notamment les Bétulacées), ont eu des ancêtres hermaphrodites, polyandres et polycarpiques ou pléiocarpiques. D'ailleurs, chez les Salicales, l'hermaphrodisme a été signalé pour certains peupliers actuels de l'Himalaya. VELENOVSKY (1904, **149**) considère les nectaires des Saules actuels comme un périgone réduit, et MOTT (**69**, T. III, p. 15) admet que les formes primitives des Saules étaient des plantes à fleurs hermaphrodites à périgone tétramère.

ENGLER et WETTSTEIN (1926, **47**, p. 136-137) attribuent à ces groupes un âge très reculé. Les réductions des étamines et des carpelles conduisant les fleurs hermaphrodites vers la diclinie, ont dû s'accomplir au cours des périodes géologiques; aussi ont-elles échappé à notre investigation.

Les processus évolutifs actuels.

Nous aurons l'occasion de voir, au cours de ce travail, que l'évolution progressive de l'hermaphrodisme vers l'unisexualité se déroule toujours sous nos yeux. — Ainsi, des fleurs primitivement hermaphrodites deviennent unisexuées, par suite de l'avortement d'une des catégories de leurs sporophylles. Comme, d'une part, toutes les fleurs d'un même pied ou d'une même espèce peuvent ne pas être au même degré de réduction des organes sexuels, et que, d'autre part, cette réduction peut s'orienter dans deux sens : sens mâle par l'avortement des carpelles, sens femelle par l'avortement des étamines, nous sommes finalement en présence de toute une série continue de stades de transformations régressives allant de la forme rigoureusement mâle à la forme rigoureusement femelle.

En effet, entre l'hermaphrodisme et la diclinie dioïque, divers états de transition peuvent exister. On peut avoir sur le même individu des fleurs hermaphrodites, des fleurs mâles et des fleurs femelles : c'est la trimonœcie ou polygamie monoïque; ou bien trois sortes d'individus, les uns étant hermaphrodites, les autres femelles et les derniers mâles : c'est la trioecie ou polygamie trioïque.

Une autre modalité est celle qui comporte la présence, sur le même individu, à la fois de fleurs hermaphrodites et de fleurs unisexuées, mâles ou femelles : dans ce cas, nous avons affaire à l'andromonœcie si le même pied porte à la fois des fleurs hermaphrodites et des fleurs unisexuées mâles; à la gynomonœcie, quand le même individu est porteur de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles. — Un autre degré de séparation des sexes est réalisé : par l'androdiœcie comportant deux sortes d'individus, les uns hermaphrodites, les autres mâles; par la gynodiœcie définie par l'existence de pieds hermaphrodites et de pieds unisexués femelles.

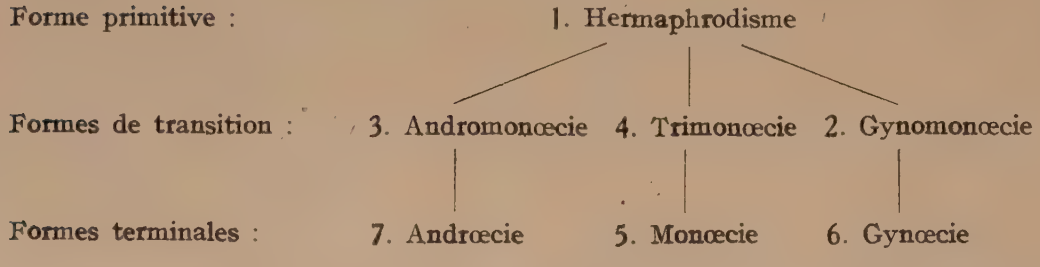
Ces différents états sexuels peuvent se compliquer par la combinaison (pléogamie) des différentes modalités que nous venons de citer : trois cas sont à distinguer (Schulz, 1890, **126**, p. 10; Loew, 1894, **93**) :

1) *Pléogamie mâle :* combinaison dans une même espèce de l'andromonœcie et de l'androdiœcie, correspondant à l'existence de trois sortes de pieds : pieds hermaphrodites, pieds portant à la fois des fleurs hermaphrodites et des fleurs mâles, pieds mâles.

2) *Pléogamie femelle :* combinaison dans une même espèce de la gynomonœcie, et de la gynodiœcie, correspondant à l'existence de trois sortes de pieds : pieds hermaphrodites, pieds portant à la fois des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles, pieds femelles.

3) *Pléogamie complexe :* combinaison des deux modalités du gynodimorphisme et des deux modalités de l'androdimorphisme.

Schéma de l'évolution de l'état hermaphrodite vers l'unisexualité
(d'après M. Correns, 1928, **33**, p. 29)



Dans les exemples suivants (familles, genres, espèces), l'évolution du sexe répond aux considérations précédentes :

a) Dans la famille des Composées, Madame v. Uexkull-Gyllenband (1901, **144**), envisageant la répartition des sexes, considère la fleur hermaphrodite à cinq dents comme la forme fondamentale. Le capitule primitif serait le capitule homogame formé de fleurs toutes semblables et toutes hermaphrodites. — Selon l'auteur, le passage de la monoclinie à la gynomonœcie se fait par avortement de l'androcée des fleurs périphériques du capitule, qui deviennent ainsi femelles. — Le passage de la gynomonœcie à la monœcie est réalisé par l'avortement du pistil des fleurs hermaphrodites, qui deviennent ainsi mâles; de sorte que le capitule possède, ainsi, des fleurs mâles au centre et des fleurs femelles à la périphérie.

Avant de devenir monoïques, ces capitules, dit l'auteur, ont dû traverser un court stade trimonoïque (les fleurs mâles ne présentant qu'un avortement incomplet

des organes femelles). — De plus, la fleur femelle a définitivement cessé d'évoluer, et se trouve dans une période de stabilité, lorsque les fleurs *mâles sont encore en période de variation*. — La fleur femelle est donc phylogénétiquement plus ancienne que la fleur mâle, et les Composées monoïques ont dû traverser le stade gynomonoïque, puisqu'elles proviennent de fleurs hermaphrodites.

Le passage de la monœcie à la dicœcie offrirait : pour les individus femelles, un premier état, la gynomonœcie, se traduisant par une féminisation progressive des fleurs à partir de la périphérie; pour les individus mâles, l'andromonœcie où l'avortement des ovules commence par les fleurs externes. — Les capitules mâles sont toujours plus imparfaits que les capitules femelles et ne franchissent pas souvent l'andromonœcie.

b). — Dans le genre *Cirsium*, les espèces *Cirsium acaule*, *C. oleraceum*, *C. palustre* et *C. Velenovskyi*, étudiées par M. CORRENS (1916, **32**), ont été trouvées gynodioïques. Quant à *Cirsium arvense*, l'auteur rapporte que cette plante n'est ni gynodioïque, ni rigoureusement dicline : elle comporte des pieds unisexués femelles et des pieds presque complètement mâles. Habituellement, les pieds hermaphrodites ne sont plus que très rares. Une espèce gynodioïque comme *C. palustre* serait donc, phylogénétiquement, moins évoluée que *Cirsium arvense*.

c). — On peut trouver parmi les individus d'une même espèce, des termes de transition représentant les stades de l'évolution progressive de l'hermaphrodisme vers la dicœcie. Chez les espèces gynodimorphes ou androdimorphes, on observe souvent de nombreux intermédiaires entre la fleur hermaphrodite et la fleur unisexuée femelle ou mâle : ici, cependant, l'un des sexes seul est bien individualisé, la réalisation de l'autre sexe présentant un retard plus ou moins accentué. Dans quelques cas, les sexes mâle et femelle se constituent simultanément par une double évolution de la fleur hermaphrodite dans le sens mâle et dans le sens femelle. Ainsi, chez *Silene vulgaris* GRCKE (= *Silene inflata* SM.), SCHULZ (1888, **126**, p. 10) a constaté l'existence simultanée des deux modalités de l'androdimorphisme et du gynodimorphisme, qui se traduisent par l'existence de cinq sortes d'individus.

La suite de ce travail montrera que, chez les Dipsacacées, l'évolution vers la dicœcie se manifeste fréquemment dans une même espèce, par l'existence du gynodimorphisme, de l'androdimorphisme, ou de ces deux états sexuels réunis.

d). — En 1877, GIARD (1889, **57**) trouve, le long de la route de Wimereux à Wimille, des pieds de *Pulicaria dysenterica* GAERTNER dont les capitules étaient constitués d'une façon anormale. En effet, à côté de pieds normaux dont les capitules portent des fleurs périphériques femelles et des fleurs centrales hermaphrodites, il trouve deux autres catégories : la forme A et la forme B.

Forme A. — Les capitules sont entourés d'un cercle de fleurs ligulées très petites. Ces dernières ont une corolle irrégulièrement bilabiée; jamais le style n'apparaît au dehors. Les fleurs centrales sont plus petites que les fleurs normales; les étamines font légèrement saillie à leur maturité, mais le style n'apparaît jamais au dehors. — Les fleurs de cette forme A, morphologiquement hermaphrodites, sont physiologiquement mâles, car le stigmate inclus dans le tube de la corolle ne fonctionne pas comme appareil conducteur.

Forme B. — Les fleurs de cette forme sont toutes de même catégorie. La corolle rudimentaire est réduite à un cercle de cinq dents très courtes. Il n'y a pas trace

d'étamines. Le style, au contraire, est fortement développé; il est, en général, tri ou quadrifide. La forme B est donc constituée par des fleurs exclusivement femelles.

Pulicaria dysenterica gynomonoïque s'est donc transformée en deux formes nouvelles anormales : mâle et femelle. — L'auteur explique cette apparition brusque de ces deux formes anormales par un retour atavique, comparable à l'apparition des fleurs péloriées de *Linaria*. S'il en est ainsi, la forme actuelle de *Pulicaria dysenterica* dériverait d'un type primitivement dioïque semblable au cas tératologique de Wimereux. Entre l'état unisexué primitif et l'état gynomonoïque actuel, il y aurait eu un état gynodioïque particulier caractérisé : 1° par des pieds femelles de la forme B; 2° par des pieds à capitules hermaphrodites entourés d'un rang de fleurs bilabiées primitivement stériles tendant à devenir femelles. Dans la suite les pieds B auraient été éliminés peu à peu.

L'auteur ne veut pas dire par là que l'état dioïque est la disposition tout à fait primitive des fleurs des Composées. — La thèse de HILDEBRAND (1869, 71, p. 90) qui veut que leurs ancêtres fussent hermaphrodites, doit être reportée à une époque plus ancienne de l'histoire des Epicorolliflores. Selon les vues de GIARD, l'unisexualité des pieds de *Pulicaria dysenterica* de Wimereux, ne serait donc pas due à une évolution de la sexualité, mais à un retour atavique.

Chapitre II

ÉTUDE DES ÉTATS FLORAUX INTERMÉDIAIRES ENTRE L'HERMAPHRODISME ET L'UNISEXUALITÉ

Gynodimorphisme et Androdimorphisme

On désigne aujourd'hui sous le nom de gynodimorphisme, la présence, dans une même espèce, de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles. Parallèlement, on donne le nom d'androdimorphisme à la réunion, dans une même espèce, de fleurs hermaphrodites et de fleurs mâles.

Parmi les premières observations se rattachant plus ou moins directement à ces sujets, il y a lieu de citer celles de VAUCHER (1841, **148**, p. 727) qui voit, chez *Knautia arvensis*, deux sortes de capitules : les uns femelles à stigmates saillants et à étamines avortées; les autres à étamines saillantes et à stigmate caché dans le tube. L'auteur ajoute qu'on aperçoit tous les passages depuis la forme véritablement dioïque jusqu'à la forme hermaphrodite.

Nous résumerons également les remarques de LECOQ (1857, **90**, t. VI, p. 473 et 477) concernant *Knautia arvensis* COULT, et *Scabiosa Succisa* L. Pour *Knautia arvensis* l'auteur écrit à propos des capitules : « *Tantôt toutes les fleurs d'un capitule sont fertiles, hermaphrodites ou femelles; tantôt les capitules entiers ne sont formés que de fleurs mâles dont les stigmates ont avorté* ». — Pour *Scabiosa Succisa*, LECOQ écrit : « *Souvent la plante est dioïque, et les fleurs femelles sont réunies en têtes plus petites; les mâles en groupes plus volumineux ont leurs étamines pliées sur leurs filets...* »

MULLER (1873, **104**, p. 369) voit, à son tour, chez *Scabiosa arvensis* L., des pieds hermaphrodites et des pieds femelles.

Gynodimorphisme. — En 1878, DARWIN (**37**), dans son travail sur les différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce, désigne sous le nom de plantes gynodioïques celles qui se présentent sous deux formes seulement : pieds hermaphrodites et pieds femelles, absence de pieds et de fleurs mâles (p. 12). Il ajoute qu'on pourrait appeler gynomonoïques, les espèces qui portent sur le même pied des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles. — DARWIN donne (p. 306), à propos de *Thymus Serpyllum*, la description suivante qui est celle d'un type régulier de gynodiœcie : « *Les plantes hermaphrodites ne présentent rien de particulier dans l'état de leurs organes reproducteurs. Les plantes femelles de l'espèce produisent un peu moins de fleurs que les hermaphrodites et ont des corolles un peu plus petites que ces dernières; aussi, je pouvais, après un peu de pratique, distinguer les deux formes tout en me promenant rapidement dans leur voisinage. Le pistil de la forme femelle, quoique légèrement variable en longueur est généralement plus court que celui des hermaphrodites : les bords du stigmate y sont aussi plus larges et formés d'un tissu plus lâche que dans ces dernières. Les étamines, dans la forme femelle, varient excessivement en longueur; elles sont généralement enfermées dans le tube de la corolle et les anthères ne contiennent pas de pollen sain; mais,*

après une longue recherche, je trouvai une seule plante pourvue d'étamines légèrement exsertes dont les anthères renfermaient un petit nombre de grains bien développés, mêlés à une multitude de grains petits et vides. Dans plusieurs femelles, les étamines étaient extrêmement courtes et leurs petites anthères, bien que présentant les deux loges normales, ne contenaient pas trace de pollen. Dans d'autres, par contre, le diamètre des anthères ne dépassait pas celui du filet qui les supporte et ne présentait pas les deux loges. Si j'en juge par ce que j'ai vu moi-même et par les descriptions des autres auteurs, toutes les plantes de l'Angleterre, de l'Allemagne et des environs de Menton, sont dans l'état que je viens de décrire, et je n'ai jamais trouvé une seule fleur ayant un pistil avorté. — Il est donc remarquable de voir que selon DELPINO, *cette plante soit aux environs de Florence dans un état trimorphe consistant en mâles pourvus de pistils avortés, en femelles avec étamines dégradées et en hermaphrodites.* »

RÉPARTITION DES ESPÈCES GYNODIMORPHES CHEZ LES ANGIOSPERMES

Les espèces gynodimorphes appartiennent à des unités systématiques très différentes. Dans la famille des Labiées, la gynodiœcie est abondamment représentée : on la rencontre chez *Thymus Serpyllum, T. vulgaris, Satureia hortensis, Origanum vulgare* et *Mentha hirsuta* (DARWIN, 1878, **37**, p. 315). D'autres auteurs (MULLER, 1873; VAUCHER, 1841; LECOQ, 1857) signalent la *gynodiœcie* chez *Nepeta, Glechoma, Mentha vulgaris* et *aquatica, Brunella vulgaris, Dracocephalum Moldavicum, Melissa officinalis* et *Clinopodium, Hyssopus officinalis*. Pour les Dipsacacées : *Scabiosa arvensis* (MULLER, 1873, **104**, p. 368), *Scabiosa Succisa, Scabiosa atropurpurea* (DARWIN, 1878, **37**, p. 312). Chez les Borraginacées : *Echium vulgare* (DARWIN, 1878, p. 312). Parmi les Plantaginées : *Plantago lanceolata* (MULLER, 1873, p. 342) et (DARWIN, 1878, p. 313). — HEGI (1906, **69**, p. 132, tome I) signale : la gynomonœcie pour *Parietaria officinalis, Senecio Fuchsii*, pour diverses espèces de *Atriplex;* la gynodiœcie pour différentes Labiées, Alsinées, *Echium, Plantago lanceolata, Knautia arvensis, Dianthus plumarius, Ribes grossularia*. — PÉCHOUTRE (1909, **106**, p. 94) donne la liste suivante de 35 familles renfermant des plantes gynomonoïques ou gynodioïques :

Liliacées	Oxalidacées	Oléacées
Amaryllidacées	Thyméléacées	Convolvulacées
Polygonacées	Crassulacées	Polémoniacées
Chénopodiacées	Saxifragacées	Borraginacées
Alsinées	Malpighiacées	Scrofulariacées
Silénées	Iridacées	Plantaginacées
Scléranthacées	Gentianacées	Labiées
Renonculacées	Rosacées	Rubiacées
Crucifères	Légumineuses	Caprifoliacées
Cistinées	Onagracées	Valérianacées
Violacées	Hippuridacées	Dipsacées
Géraniacées	Plombaginacées	

M. CORRENS (1928, **33**, p. 114) signale la gynodiœcie chez des Labiées comme *Mentha, Lycopus, Salvia pratensis, S. silvestris, Origanum, Thymus, Satureia, Calamintha, Glechoma, Brunella*, à l'exclusion de *Ajuga, Galeopsis, Stachys, Lamium*. Les familles suivantes offrent aussi des exemples de gynodiœcie : Caryophyllacées, comme

Dianthus, *Silene* et beaucoup d'Alsinées à petites fleurs; Dipsacées, comme *Knautia arvensis*, *Scabiosa*, *Succisa;* Borraginacées, comme *Myosotis palustris*, *Echium vulgare;* Géraniacées, comme *Geranium silvaticum*, *G. pratense*, *Pelargonium ;* Plantaginacées, comme *Plantago lanceolata ;* Composées, comme *Cirsium oleraceum*, *acaule*, *palustre*. Parmi les Monocotylédones, l'auteur ne cite qu'une Cypéracée : *Eriophorum polystachium*.

Le même auteur (1928, **33**, p. 29) consigne l'existence de la gynomonœcie chez quelques Composées-Radiées, quelques Labiées, Caryophyllacées et Urticacées.

Androdimorphisme. — Parallèlement, Darwin (1878, **37**, p. 13) appelle andromonoïques des plantes qui portent des fleurs hermaphrodites et mâles sur le même individu. Ainsi pour *Galium cruciata*, il observe que : « *les organes femelles ont été supprimés dans le plus grand nombre des fleurs inférieures, tandis que les supérieures restent hermaphrodites* » (p. 292). Il donne le nom d'androdioïques à des plantes dont les individus seraient, les uns hermaphrodites, les autres mâles. Au moment où Darwin établissait cette dernière définition, aucune espèce androdioïque n'était connue : « *Après recherches faites par plusieurs botanistes*, écrit-il, *il n'existe aucun cas de ce genre.* » (p. 13).

Lecoq (1855, **90**, t. IV, p. 488) établit que des plantes entières de *Caltha palustris* n'ont que des fleurs mâles, et que quelques-unes de ces dernières se trouvent aussi disséminées sur des plantes hermaphrodites. A propos de *Caltha palustris*, Darwin (1878, **37**, p. 13) signale de nouveau la rareté de cas analogues. Il semblerait, dit-il, que la nature n'a pas pensé qu'il valut la peine de consacrer un individu distinct à la production du pollen, si ce n'est dans le cas d'indispensable nécessité, comme dans les espèces dioïques.

Péchoutre (1909, **106**, p. 94), dans son traité de *Biologie florale*, rapporte que l'andromonœcie et l'androdiœcie ont été rencontrées chez un certain nombre de représentants des huit familles, sous-familles ou tribus suivantes : Colchicacées, Ulmacées, Hippocastanacées, Graminées, Ombellifères, Résédacées, Rosacées, et Asparagées. — Correns (1928, **33**, p. 114) cite *Pulsatilla alpina* comme exemple de Renonculacées androdioïques. Parmi les Rosacées, il cite *Geum urbanum*, *G. rivale* et leur hybride *intermedium; G. montanum*, *G. reptans*, *Dryas octopetala*. Pour cette dernière espèce, Harms (1918, **68**, p. 292) décrit des pieds femelles. L'auteur cite en outre quelques espèces de *Chenopodium : Ch. glaucum* et *Ch. vulvaria*. — Comme andromonoïques, M. Correns (1928, **33**, p. 29) cite : Marronnier d'Inde, Rubiacées (*Galium cruciata*, *Asperula taurina*), beaucoup d'Ombellifères (*Astrantia*, *Scandix*, *Torilis*, etc.), *Veratrum album* et *nigrum*.

Le bref aperçu que nous venons de donner de l'existence du gynodimorphisme et de l'androdimorphisme dans divers groupes d'Angiospermes, montre la prépondérance du gynodimorphisme sur l'androdimorphisme. Cette prépondérance paraît montrer la faible stabilité des organes sexuels mâles par rapport aux organes sexuels femelles. L'organe mâle a été plus souvent atteint, par l'avortement plus ou moins complet des étamines, que l'organe femelle.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que le gynodimorphisme et l'androdimorphisme peuvent coexister dans un même groupe d'Angiospermes. Ainsi les Ombellifères, qui présentent de nombreux cas d'androdimorphisme, offrent aussi, notamment chez *Daucus Carota*, du gynodimorphisme (Bejerinck, 1885, **5**).

Dans une même famille, on trouve fréquemment des genres affectés de gynodimorphisme ou d'androdimorphisme, tandis que d'autres sont restés entièrement hermaphrodites. Ainsi, parmi les Labiées, les genres : *Ajuga, Galeopsis, Stachys, Lamium,* sont restés hermaphrodites; tandis que les genres : *Mentha, Lycopus, Salvia, Origanum, Thymus, Satureia, Calamintha, Glechoma, Brunella* ont des espèces gynodimorphes.

La plupart des auteurs sont d'accord sur l'origine des espèces à fleurs unisexuées. Ces dernières trouveraient cette origine dans les espèces hermaphrodites (voir le graphique de M. CORRENS, p. 4). La gynomonœcie ou l'andromonœcie suivies de la gynodiœcie ou de l'androdiœcie, constitueraient les termes de passage habituels de l'état hermaphrodite à la diœcie (DARWIN, 1878, **37**, p. 353; M. CORRENS, 1928, **33**, p. 29; PÉCHOUTRE, 1909, **106**, p. 93).

Certaines espèces gynodimorphes se présentent à un stade d'évolution plus ou moins avancée de l'état hermaphrodite vers la diœcie. Ainsi, *Cirsium arvense,* d'après M. CORRENS (1916, **32**, p. 476), comporte des pieds femelles et des pieds presque complètement mâles. Les pieds hermaphrodites sont devenus très rares. — *Knautia arvensis* possède deux sortes de fleurs morphologiquement sexuées : fleurs hermaphrodites et fleurs femelles. Mais, contrairement à la répartition des fleurs chez *Satureia hortensis,* il y a trois formes : pieds exclusivement hermaphrodites, pieds exclusivement femelles et pieds gynomonoïques sur lesquels figurent les deux sortes de fleurs.

Chez *Silene inflata,* étudiée par SCHULZ (1888, **126**, p. 10), on rencontre cinq catégories de fleurs et d'individus : mâles, andromonoïques, hermaphrodites, gynomonoïques et femelles. Ce polymorphisme floral manifeste une double évolution : vers le sexe mâle et vers le sexe femelle, par les avortements parallèles plus ou moins complets de l'androcée et du pistil.

Nous verrons, au cours de ce travail, que de nombreux termes de transition existent parfois, pour une même espèce gynodimorphe, entre la fleur hermaphrodite et la fleur nettement unisexuée femelle. — Nous rencontrerons de plus, chez certaines Dipsacacées, tous les termes de passage de la gynomonœcie à la gynodiœcie.

D'autre part, lorsqu'on examine l'existence et la répartition du gynodimorphisme et de l'androdimorphisme dans les diverses familles d'Angiospermes, on constate qu'aucun groupe ne paraît privilégié sur ce point. Ces états floraux ont été signalés, plus haut, chez les Monocotylédones (Liliacées, Amaryllidacées, Iridacées), les Apétales, les Dialypétales et les Gamopétales.

Paragynodimorphisme. — En terminant ces généralités, mentionnons différents cas pour lesquels M. CORRENS (1928, **33**, p. 115) a créé le terme de paragynodiœcie. Pour qu'il y ait gynodiœcie, il ne suffit pas, dit M. CORRENS, qu'à côté de pieds hermaphodites il y ait des pieds femelles : 1° si ces pieds femelles ne se rencontrent que très isolément; 2° si on ne remarque aucun des termes de transition entre eux et la forme hermaphrodite : stades si fréquents dans la gynodiœcie vraie; 3° si ces formes obéissent dans leur descendance à la loi de MENDEL. Ces conditions complémentaires de M. CORRENS séparent nettement la paragynodiœcie de la gynodiœcie vraie.

Nous aurons l'occasion, dans la suite de cet exposé, de développer les faits relatifs au paragynodimorphisme (voir p. 158).

Chapitre III

GYNODIMORPHISME ET ANDRODIMORPHISME CHEZ LES DIPSACACÉES

Les Dipsacacées faisant partie du groupe des familles affectées morphologiquement de gynodimorphisme, on y trouve des espèces munies de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles réparties sur des pieds distincts (gynodiœcie), ou réunies sur les mêmes pieds (gynomonœcie). Notre étude sur la sexualité dans cette famille a eu pour but :

1° La recherche du gynodimorphisme (éventuellement de l'androdimorphisme) sur un assez grand nombre d'espèces, ainsi que la confirmation des faits connus;

2° La connaissance précise des différentes catégories de fleurs, de capitules, et d'individus créées par cette évolution sexuelle.

3° La répartition des différentes formes sexuelles dans l'espace et dans le temps.

4° L'étude de la descendance des différentes formes sexuelles.

Gynodimorphisme chez les Dipsacacées

Les Dipsacacées comprennent environ 160 espèces, réparties en onze genres et dispersées sur une aire allant de l'Himalaya jusqu'en Europe, passant par l'Asie orientale et englobant également l'Afrique septentrionale. Certaines espèces croissent en Abyssinie et au Cameroun; des espèces du genre Cephalaria et du genre Scabiosa, en Afrique Australe (HEGI, **69**, t. VI, 1, p. 279).

La gynodiœcie a été signalée chez *Knautia arvensis* et *Scabiosa Succisa* (LECOQ, 1857, **90**, t. VI, et DARWIN, 1872, **37**); chez *Scabiosa atropurpurea* (DARWIN, 1872, **37**); chez *Knautia silvatica, K. integrifolia, K. rigidiuscula, K. magnifica, K. dumetorum, K. drymeia, K. macedonica, K. purpurea, K. longifolia* (SZABÓ, 1905, **137**, p. 397).

La gynomonœcie est connue chez *Scabiosa lucida* et *Sc. gramuntia* (SCHULZ, 1890, **126**, p. 192).

La coexistence de la gynodiœcie et de la gynomonœcie a été vue chez *Knautia arvensis, Scabiosa Columbaria* et *Sc. suaveolens* (SCHULZ, 1890, **126**, p. 192).

Nous avons fait porter nos recherches : 1° sur les Dipsacacées de l'Est de la France : *Dipsacus silvestris, D. laciniatus, D. pilosus, Knautia arvensis, K. silvatica, Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis*; 2° sur d'autres espèces du reste de la France : *Cephalaria leucantha* (coteaux pierreux des environs de Montpellier), *Scabiosa maritima* (bords des chemins et lieux incultes du Midi), *Scabiosa lucida* (des pelouses du Col du Lautaret); 3° du 23 juillet au 18 août 1934, 16 jardins botaniques de France ont été visités. Ce sont les jardins des villes suivantes : Strasbourg, Nancy, Paris (Jardin de la Faculté de Pharmacie et Jardin des Plantes du Muséum), Tours, Angers, Nantes, Rennes, Bordeaux (Jardin de la Ville et Jardin de Talence), Toulouse, Montpellier, Marseille, Lyon, Clermont-Ferrand et le Jardin Alpin du Col du Lautaret. En outre, deux Jardins Botaniques étrangers : Bâle et Vintimille. — Ce voyage d'étude nous a permis d'examiner soixante-deux espèces de Dipsacacées, dont vingt-cinq indigènes trente-sept étrangères à la France.

Liste des Espèces Indigènes étudiées

Genre *Dipsacus* :

D. ferox — *D. fullonum* — *D. laciniatus* — *D. pilosus*
D. silvestris

Genre *Cephalaria* :

C. alpina — *C. leucantha* — *C. syriaca* — *C. transylvanica*

Genre *Knautia* :

K. arvensis — *K. hybrida* — *K. longifolia* — *K. silvatica*

Genre *Scabiosa* :

S. australis — *S. gramuntia* — *S. pyrenaica* — *S. suaveolens*
S. Columbaria — *S. lucida* — *S. rutaefolia* — *S. succisa*
S. graminifolia — *S. maritima* — *S. stellata* — *S. ucranica*

Liste des Espèces étudiées étrangères a la France

Genre *Dipsacus*

D. azureus — *D. strigosus*

Genre *Cephalaria*

C. ambrosioides — *C. graeca* — *C. speciosa* — *C. Tchihatchevii*
C. centauroides — *C. radiata* — *C. tatarica* — *C. uralensis*
C. corniculata — *C. rigida*

Genre *Knautia*

K. orientalis

Genre *Morina*

M. longifolia — *M. kaukanica* — *M. persica*

Genre *Pterocephalus*

P. palaestinus — *P. perennis* — *P. plumosus*

Genre *Scabiosa*

S. africana — *S. Fischeri* — *S. ochroleuca* — *S. rotata*
S. atropurpurea — *S. fumaroides* — *S. Parnassi* — *S. silenifolia*
S. brachiata — *S. Hookeri* — *S. plumosa* — *S. triniaefolia*
S. caucasica — *S. leucophylla* — *S. prolifera* — *S. vestina*
S. cretica — *S. micrantha*

Bien que, dans ces conditions, le nombre des individus étudiés dans une même espèce fût restreint, nous avons néanmoins, dans certains cas, pu faire des remarques nouvelles en ce qui concerne le gynodimorphisme.

RÉSULTATS. — Nous confirmons la coexistence de la gynodiœcie et de la gynomonœcie chez *Knautia arvensis*, *Scabiosa Columbaria* et *Sc. suaveolens*.

Au cours de nos recherches, nous avons observé :

1° La COEXISTENCE DE LA GYNODIŒCIE ET DE LA GYNOMONŒCIE (pléogamie femelle) chez les espèces suivantes :

a) *Scabiosa graminifolia :* la gynomonœcie fut observée en juillet 1934, au Jardin des Plantes du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris; la gynodiœcie l'a été en septembre 1935 au Jardin Botanique de la Faculté des Sciences de Strasbourg.

b) *Scabiosa succisa* et *Knautia silvatica*.

c) *Cephalaria leucantha*. — Au début du mois d'août 1934, nous avons rencontré plusieurs centaines de pieds de cette espèce sur les terrains vagues entourant le Collège des Ecossais à Montpellier. Nous avons enregistré l'existence de pieds hermaphrodites, de pieds femelles (gynodiœcie) et de pieds portant à la fois des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles sur les mêmes capitules (gynomonœcie). Nous avons, en outre, relevé l'existence de pieds dont les étamines étaient transformées en lames pétaloïdes (voir p. 159).

d) *Knautia hybrida :* trouvée gynomonoïque aux Jardins Botaniques de Rennes et de Lyon, et gynodioïque au Jardin Botanique de Toulouse (juillet 1934).

e) *Scabiosa ucranica :* trouvée gynodioïque au Jardin des Plantes du Muséum et gynomonoïque au Jardin de Tours.

f) *Scabiosa lucida :* trouvée gynomonoïque au Jardin des Plantes du Muséum (juillet 1934) et gynodioïque sur les pelouses entourant le Jardin Botanique alpin du Col du Lautaret (août 1936).

2° La GYNODIŒCIE SEULE : *Scabiosa Hookeri* (au Jardin des Plantes du Muséum) et *Pterocephalus plumosus* (au Jardin de Tours).

3° La GYNOMONŒCIE SEULE : *Knautia orientalis*, dans les Jardins Botaniques de Nancy et de Toulouse (août 1934); *Scabiosa atropurpurea*, dans les Jardins Botaniques de Nancy, Angers, Rennes, Lyon et Clermont-Ferrand (juillet-août 1934); *Scabiosa caucasica*, aux Jardins Botaniques de Nantes et de Rennes (août 1934); *Scabiosa Fischeri*, aux Jardins du Muséum et de Tours (juillet-août 1934); *Scabiosa fumaroides*, au Jardin des Plantes du Muséum (juillet 1934); *Scabiosa silenifolia*, au Jardin des Plantes du Muséum (juillet 1934); *Scabiosa triniaefolia*, au Jardin des Plantes du Muséum (juillet 1934); *Scabiosa vestina*, au Jardin des Plantes du Muséum (juillet 1934) et *Cephalaria graeca* (Montpellier, août 1934).

DIPSACACÉES OÙ LE GYNODIMORPHISME N'A PAS ÉTÉ OBSERVÉ

GENRE *Dipsacus*. — Parmi le grand nombre de capitules (correspondant à plusieurs milliers de fleurs) de *Dipsacus silvestris*, *D. laciniatus* et *D. pilosus* que nous avons étudiés pendant plusieurs années consécutives, nous n'avons jamais rencontré une seule fleur femelle. Il en est de même de *Dipsacus azureus*, *D. ferox*, *D. fullonum* et *D. strigosus*, dont les capitules étudiés dans les divers Jardins Botaniques cités sont moins nombreux, mais dont toutes les fleurs étaient rigoureusement hermaphrodites.

Il en est de même aussi de *Cephalaria alpina*, *C. ambrosioides*, *C. centauroides*, *C. corniculata*, *C. radiata*, *C. rigida*, *C. speciosa*, *C. syriaca*, *C. tatarica*, *C. Tchihatchevii*,

C. transylvanica et *C. uralensis*, alors que *C. graeca* a été vue gynomonoïque et *C. leucantha* gynodioïque et gynomonoïque. Mais, si ces douze espèces de *Cephalaria* n'ont présenté que des capitules à fleurs hermaphrodites, cela ne veut nullement dire que le résultat aurait été le même, si nous avions pu examiner un grand nombre de pieds dans leur milieu naturel. Ainsi *C. leucantha* s'est montrée rigoureusement hermaphrodite dans six jardins botaniques (Muséum, Rennes, Montpellier, Marseille, Lyon, Clermont-Ferrand); gynomonoïque au Jardin de Toulouse, et c'est seulement dans la nature, en étudiant plusieurs centaines de pieds, que nous avons observé la gynodiœcie.

Une conclusion semblable est à formuler pour le genre *Scabiosa*. Sur les trente espèces de Scabieuses étudiées, seize se sont montrées gynodimorphes : *douze* dans les jardins, *quatre* dans la nature. — Mais les *quatorze* espèces qui se sont montrées hermaphrodites, ne le sont peut-être pas en tous lieux. — Delpino (1878, **37**, p. 307), envisageant ce même sujet pour *Thymus Serpyllum*, remarque que cette plante, trouvée gynodioïque par Darwin et d'autres, en Angleterre, en Allemagne et aux environs de Menton, se présente aux environs de Florence dans un état trimorphe, consistant en mâles pourvus de pistils avortés, en femelles avec étamines dégradées et en hermaphrodites. — De même Burck (1906, **11**, p. 448), signale que *Sium latifolium* ne se rencontre, dans une grande partie de l'Europe centrale, que sous la forme andromonoïque; la forme mâle n'en est connue qu'aux environs de Halle a. S., et encore y rencontre-t-on un petit nombre d'individus. Ce n'est qu'en Hollande qu'on a trouvé la forme hermaphrodite. — Pour *Pimpinella magna*, on a trouvé la plante hermaphrodite uniquement dans le Tyrol méridional et en Italie; par contre la forme gynomonoïque se rencontre dans toute l'Europe centrale et dans le Tyrol méridional, ainsi qu'en Italie où la plante se présente encore avec des fleurs femelles ou bien avec des fleurs femelles et hermaphrodites. — La forme andromonoïque d'*Oenanthe fistulosa* se rencontre partout; la forme mâle n'en a été observée qu'aux environs de Halle. — La forme hermaphrodite d'*Aethusa Cynapium* est connue dans toute l'Europe centrale : la forme andromonoïque n'a été observée qu'aux alentours de Neu-Ruppin et dans les environs de Leyden. — La forme andromonoïque de *Daucus Carota* est universellement répandue; la forme hermaphrodite n'a été rencontrée qu'en Flandres et en Hollande.

Des considérations précédentes il résulte que des espèces que l'on tient, actuellement, pour exclusivement hermaphrodites, seront peut-être trouvées plus tard sous d'autres formes sexuelles. De même, une espèce gynodimorphe ou androdimorphe figurant dans une région sous les modalités gynomonoïques ou andromonoïques, peuvent fort bien exister ailleurs sous les modalités gynodioïques ou androdioïques.

Quant au genre *Knautia*, les trois espèces indigènes étudiées (*K. hybrida*, *K. arvensis*, et *K. silvatica*) ont été toutes les trois reconnues, à la fois gynodioïques et gynomonoïques : *K. hybrida* dans les jardins, les deux autres dans la nature.

En résumé : les espèces étudiées dans le genre *Dipsacus* se montrent constamment et exclusivement pourvues de fleurs hermaphrodites. Les genres *Knautia*, *Scabiosa*, *Succisa*, *Cephalaria* sont affectés, à des degrés divers, de gynomonœcie ou de gynodiœcie, ou de ces deux états floraux.

Androdimorphisme chez les Dipsacacées

Il nous a été donné également d'observer, morphologiquement, avec une grande netteté, un cas d'androdimorphisme : l'andromonœcie chez *Cephalaria tatarica*. Ce cas sera étudié complètement plus loin (p. 69), à propos de l'appareil sexuel femelle.

Si cet état, envisagé au point de vue morphologique, semble très rare dans cette famille, on peut être conduit à attribuer cette rareté à un retard dans la régression de la partie sporophytique du pistil. — La suite nous montrera, en effet, que le pistil, morphologiquement bien constitué, présente un pourcentage très élevé et très régulier de stérilité dans de nombreux genres et espèces : cette stérilité étant la conséquence d'un androdimorphisme biologiquement constitué, mais non encore apparent au point de vue morphologique (p. 103).

DEUXIÈME PARTIE

Chapitre I

L'APPAREIL SEXUEL MALE CHEZ LES DIPSACACÉES

Dans la précédente partie de ce travail, nous avons confirmé les faits publiés par divers auteurs, relativement à l'existence de gynodimorphisme dans quelques espèces des genres *Knautia*, *Scabiosa*, *Succisa*.

Nous avons mis en évidence, de plus, les deux modalités du gynodimorphisme, séparées ou réunies, dans d'assez nombreux cas nouveaux appartenant aux genres précédemment cités, et aussi au genre *Cephalaria*, où ces états floraux de même que l'androdimorphisme, n'avaient pas encore été remarqués. L'existence de deux sortes d'étamines et de fleurs (hermaphrodites et femelles), la répartition de ces fleurs sur trois sortes de capitules et d'individus : hermaphrodites, femelles ou portant un mélange de ces deux catégories de fleurs, ne représentent cependant pas toutes les modalités que peut revêtir l'état sexuel réel d'une espèce gynodimorphe. C'est qu'entre l'étamine normale et l'étamine avortée, non fonctionnelle, tous les stades réductionnels intermédiaires peuvent se rencontrer : ces différentes catégories d'étamines se groupent de diverses façons et rendent souvent très complexes les séries intermédiaires reliant les individus hermaphrodites aux individus femelles. — Dans ce chapitre, nous nous sommes proposé d'examiner toute la lignée évolutive, depuis le stade initial hermaphrodite jusqu'au stade terminal femelle, avec tous les stades intermédiaires susceptibles d'être observés. — Au cours de cette étude, nous décrirons d'abord les étamines prises isolément, et ensuite le degré de complexité que peut provoquer le polymorphisme stanimal à l'intérieur d'une fleur, sur un capitule et sur un individu. — Ces différents états ayant été étudiés par nous de façon particulièrement détaillée chez *Knautia arvensis*, ce sont les résultats obtenus au cours de recherches effectuées sur cette espèce, que nous allons exposer d'abord. Nous ferons suivre cette étude d'observations faites sur d'autres espèces.

Nous examinerons donc successivement, en premier lieu pour *Knautia arvensis*, les étamines, les différentes catégories de fleurs, de capitules et d'individus, se différenciant les uns des autres par des particularités appartenant uniquement à l'androcée.

L'étude cytologique détaillée du gamétophyte mâle, fera l'objet du chapitre III de la 2e partie de ce travail (p. 110).

SOUS-CHAPITRE I

L'Étamine

Description du polymorphisme staminal chez les Dipsacacées.

Les nombreuses modalités offertes par le polymorphisme staminal de *Knautia arvensis*, prises comme exemple dans la famille des Dipsacacées, sont d'autant plus intéressantes qu'elles nous permettent de constater l'existence d'une série ininterrompue de formes de réduction, depuis l'étamine normale jusqu'à l'étamine plus ou moins complètement avortée et ne jouant plus aucun rôle dans les phénomènes de la reproduction.

L'étamine mûre normale comprend un filet qui, courbé en crosse dans le bouton floral, se déploie au cours de l'anthèse, amenant l'anthère au-dessus du tube corollin. Cette anthère, à deux loges et à quatre sacs polliniques, est d'un rouge bleuté avant sa déhiscence; elle devient complètement bleue après le départ des grains de pollen. Cette anthère mesure environ 3 à 3,5 mm. de long sur 1 mm. de large; les deux loges sont bourrées de grains : d'où l'apparence de réplétion de ces étamines et leur épaisseur notable. — Le filet, mesuré depuis son point d'insertion sur la corolle, a une longueur totale de 11 à 12 mm.; à savoir 6,5 à 7 mm. jusqu'au point de courbure et 3,5 à 4 mm. de ce point jusqu'au niveau d'insertion sur l'anthère. L'anthère mûre est aussi caractérisée par sa structure histologique. Sa paroi comprend deux assises : un épiderme et une assise mécanique. — L'épiderme est constitué par une assise cellulaire à éléments larges, dont la membrane tangentielle externe est refoulée vers le dehors pour former une papille cunéiforme. L'ensemble de ces papilles donne un aspect velouté aux anthères vues macroscopiquement. C'est dans ce prolongement papilliforme que l'on aperçoit le noyau entouré d'une zone cytoplasmique; le reste de la cellule épidermique est occupé par une vaste vacuole à anthocyane. L'assise mécanique est formée de cellules plus larges que celles de l'épiderme; une cellule mécanique pouvant couvrir jusqu'à trois cellules de l'assise épidermique. La plupart des cellules de l'assise mécanique présentent, sur leurs parois tangentielles internes, un mamelon proéminent regardant l'intérieur du sac. Ces cellules comportent des bandes d'épaississements lignifiés sur leurs parois internes et radiales : ces bandes ont une disposition particulière que Chatin appelle « en griffe » (1870, **18**, p. 22). L'assise mécanique ainsi constituée fait le tour complet du sac. A l'endroit toutefois où se produira la déhiscence, on remarque un véritable tissu mécanique : toutes les cellules de ce pont tissulaire séparant les deux sacs d'une loge portent des épaississements lignifiés. A l'intérieur des quatre sacs d'une anthère ainsi constituée, on remarque les grains de pollen arrivés au terme de leur évolution normale. — Telle est la constitution anatomique et histologique d'une étamine normale exserte et déhiscente de *Knautia arvensis* (*fig.* 1).

A toute la série des étamines comprises entre celle que nous venons de décrire

et l'étamine complètement avortée, nous donnerons le nom d'étamines contabescentes. Le premier auteur qui a employé ce terme est GAERTNER (1849, **54**, p. 331). Cet auteur appelle « Contabescenz » l'ensemble des divers degrés d'avortement que l'on rencontre, souvent, chez des hybrides totalement stériles, comme *Geum coccineo-canadense*, plusieurs espèces de *Verbascum*, *Lychnis-Cucubalus albus* et *ruber*. Avant de passer en revue les différentes modalités de cette contabescence, faisons remarquer qu'un état morphologique donné de l'étamine ne conditionne pas toujours un état sexuel parallèle et invariable. Ainsi, une étamine ressemblant extérieurement à une étamine normale typique peut ne renfermer que des grains stériles, et être dépourvue d'assise mécanique individualisée.

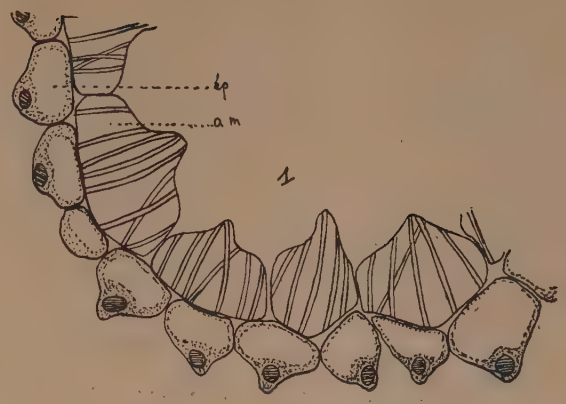


FIG. 1. — *Knautia arvensis*.
Coupe transversale d'une anthère normale mûre : *ép*, épiderme de l'anthère; *am*, assise mécanique. — Gr. : 465.

Il est de plus à remarquer, que tout état abortif sans exception ne saurait être placé parmi les formes constituant la série réductionnelle d'espèces gynodimorphes. En effet, d'autres causes que celles tenant au gynodimorphisme peuvent provoquer l'avortement de l'androcée, et ces causes sont même assez fréquentes : tels sont les avortements provoqués par l'hybridité, par les actions parasitaires ou tératologiques. Ces cas tératologiques se rencontrent très souvent, en particulier dans la partie apicale des capitules de *Dipsacus laciniatus*. — Mais, comme le dit M. CORRENS, les différents états réductionnels de l'androcée d'une espèce gynodimorphe sont caractérisés par ce fait, qu'ils se transmettent par voie héréditaire et suivant une modalité qui leur est particulière.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE DES DIVERS STADES D'AVORTEMENT FRAPPANT LES ÉTAMINES DE « KNAUTIA ARVENSIS »

Dans cette étude, nous adopterons l'ordre suivant : Nous commencerons par les stades d'avortement les plus voisins de l'étamine normale, en allant vers des stades d'avortement de plus en plus prononcé.

A. — Etamines qui, sous des apparences morphologiques normales, cachent les premiers avortements de l'appareil sexuel mâle.
B. — Réductions n'intéressant que le filet.
C. — Réductions n'intéressant que l'anthère.
D. — Réductions intéressant à la fois le filet et l'anthère.
E. — Étamines réduites à leur filets.
F. — Absence complète d'étamines.

A.) — ÉTAMINES QUI SOUS DES APPARENCES MORPHOLOGIQUES NORMALES CACHENT LES PREMIERS STADES D'AVORTEMENT DE L'ÉLÉMENT MALE

1°. — Nous avons observé des étamines de *Knautia arvensis*, de dimensions normales et à paroi régulièrement constituée, mais qui renferment cependant dans leurs

sacs polliniques, *à côté de grains de pollen normaux, des grains vides, affaissés, en forme de biscuit.* — Cette coexistence dans une même anthère, et aussi dans un même sac, de grains vides, stériles et de grains pleins, loin d'être exceptionnelle, est un phénomène assez fréquent. — Dans les stades réductionnels qui vont suivre, nous verrons que la régression peut frapper soit le filet, soit l'anthère dans son volume ou sa pigmentation.

2°. — Nous avons rencontré dans la nature des étamines à dimensions et à pigmentation normales, mais *à déhiscence difficile :* ces étamines s'ouvrant beaucoup plus tard que des étamines normales témoins. Histologiquement, ces étamines sont caractérisées par une assise mécanique très irrégulièrement développée. Sur une partie souvent très grande de la paroi circulaire d'un sac, cette assise faisait complètement défaut. On pouvait également voir des cellules, appartenant histologiquement à cette même assise (elles en avaient les dimensions et le mamelon interne), dont les épaississements ligneux étaient absents. — Le pollen contenu dans ces sacs n'était pas un pollen normal : si les grains étaient parvenus à leurs dimensions habituelles, ils renfermaient cependant un contenu très vacuolisé, non arrivé au terme de son évolution régulière.

3°. — *Modifications frappant le pollen et la structure de la paroi de l'anthère.* — Les étamines peuvent être de dimensions normales et les sacs posséder une assise mécanique dont les cellules, munies de leurs mamelons internes, sont dépourvues de bandes d'épaississements lignifiés. Ce cas est donc très voisin du précédent.

4°. — *Etamines dont anthères et filets sont de dimensions et de pigmentation normales, mais dont la surface des loges, au lieu d'être distendue et lisse par suite de la présence des grains, est légèrement ridée.* — L'étude microscopique de cette catégorie d'étamines montre une assise mécanique dont les épaississements ligneux font le plus souvent défaut. Mais ce qui frappe encore davantage que cette constitution défectueuse de la paroi des sacs, c'est l'aspect des microspores : la paroi des grains a subi des modifications profondes, elle est irrégulière, ondulée, souvent déchirée; très fréquemment la membrane n'est plus visible, et alors l'intérieur des sacs est occupé par des vestiges protoplasmiques et par des fragments de membranes déformés et irrégulièrement disséminés.

B. — Réductions n'intéressant que le filet

Dans un cas où les filets seuls avaient subi un raccourcissement notable, nous avons pu pratiquer les mensurations suivantes : 4 mm. de longueur totale, dont 3 mm. pour la région allant de l'insertion sur la corolle jusqu'au point de courbure, et 1 mm. de ce dernier au point d'insertion sur l'anthère. Dans ce cas l'anthère avait conservé ses dimensions et sa pigmentation habituelles. Mais par suite du raccourcissement du filet, ces anthères au lieu de se placer à 4 ou 4,5 mm. au-dessus du niveau de la corolle, viennent se placer horizontalement à l'entrée de la gorge corolline.

Un stade, très voisin de ce dernier, est celui pour lequel les dimensions des deux parties de l'étamine (filet et anthère) sont semblables à celles que nous venons de citer, mais où l'anthère, bien que remplie de pollen, commence à se décolorer : elle peut perdre totalement ou partiellement son pigment anthocyanique, de sorte qu'à côté d'anthères d'un jaune pâle, nous en voyons qui sont pigmentées normalement

en haut, et décolorées dans leur partie inférieure, ou à surface bariolée. — Au microscope, cette catégorie d'étamines se présente de la façon suivante : les sacs ont une section arrondie comme les sacs normaux; ils ne sont nullement aplatis. Mais les divers éléments sont profondément modifiés : l'assise mécanique fait défaut sur tout le pourtour du sac; les grains de pollen se présentent sous forme de coques vides, déformées; de profondes lacunes apparaissent dans les tissus appartenant au connectif.

C). — Réductions n'intéressant que l'anthère

C'est là un stade réductionnel de beaucoup moins fréquent que les autres. Aussi, nous ne citerons que les deux cas ci-dessous rencontrés par nous dans la nature.

a). — Cas où le filet, de dimensions normales, supportait des anthères de longueur normale, mais de moins de 1 mm. de large; l'anthère déhiscente livrait un pollen jaunâtre et non rouge brique, ce qui provoquait d'ailleurs une coloration de l'anthère différente de la normale.

b). — Cas où le filet était de longueur habituelle, mais dont l'anthère était de dimensions inférieures à la normale : 2 à 2,5 mm. de long sur une largeur inférieure à 1 mm. L'anthère était bleu-pâle; la loupe révélait la présence de grains de pollen.

Histologiquement, ces cas, plutôt rares, sont caractérisés par les faits suivants : les sacs polliniques normalement développés sont limités intérieurement par une assise mécanique à éléments constitués normalement; cependant, à certains endroits elle est interrompue et remplacée par des cellules aplaties dépourvues d'épaississements ligneux. Les grains de pollen ont une paroi de constitution et de couleur normales; mais le cytoplasme de ces grains, peu dense et fortement vacuolisé, ne remplit pas toute la cavité du grain : phénomène qui permet déjà de penser à un des premiers signes d'avortement.

D). — Réductions intéressant a la fois le filet et l'anthère

Les cas où les réductions de l'anthère et du filet marchent de pair sont de beaucoup les plus fréquents. Dans les cas les moins accentués, les filets peuvent encore être courbés en crosse dans le bouton floral. Dans les cas les plus prononcés, cette courbure fait défaut. Nous citerons les stades réductionnels suivants :

a). — Le filet est encore courbé en crosse dans le bouton floral. A l'état épanoui, il mesure, au total, 6,5 à 7 mm., dont 4,5 mm. pour la partie située entre la courbure et la corolle, et 1,5 à 2 mm. pour la région séparant la courbure de l'anthère. Pour les fleurs du disque, l'extrémité du filet arrive à la hauteur du lobe terminant le pétale médian antérieur. L'anthère dépigmentée, de surface bosselée, mesure 2,5 à 3 mm.; elle se place obliquement par rapport au filet. L'état bosselé de l'anthère est provoqué par l'affaissement partiel de la paroi des loges; l'assise mécanique fait défaut; les sacs sont presque vides, on n'y remarque que quelques coques vides comprimées.

b). — Le filet mesure 5 mm. de long. Il est légèrement courbé dans le bouton floral et porte une anthère de 1 mm. de long sur 0,5 mm. de large. Dans ce cas les anthères, d'un rose plus clair ou franchement dépigmentées, affleurent environ au point d'individualisation des quatre pétales. — Histologiquement, on ne voit plus

qu'un organe très lacuneux, sans trace de pollen dans les sacs qui ont perdu leur individualité.

c). — Le filet mesure 4 mm. de long, 3 mm. pour la partie séparant le point d'insertion sur la corolle de la courbure, et 1 mm. pour la région unissant l'anthère à la courbure. — L'anthère, de coloration rosée ou jaunâtre, mesure 2,5 à 3 mm. de long et moins de 1 mm. de large. La surface de l'anthère est légèrement ridée. Lors du déploiement du filet, elle vient barrer l'entrée du tube de la corolle.

d). — Le filet a 3,5 mm. de long; l'anthère, jaune paille, mesure 2 à 2,5 mm. de long et moins de 1 mm. de large.

e). — Le filet mesure 3 mm.; l'anthère 3 mm., mais sa surface est bosselée et dépigmentée. — Cette anthère de dimensions normales comprend une paroi constituée normalement : l'assise mécanique porte des épaississements ligneux, mais les grains de pollen sont nettement frappés de réduction : ils sont de contours bosselés et leur cytoplasme les remplit incomplètement.

FIG. 2. — *Knautia arvensis*. Coupe transv. d'une anthère avortée : *ép*, épiderme de l'anthère; *am*, assise mécanique non différenciée. — Gr. : 465.

f). — Le filet ne mesure que 2 mm. de long. L'anthère jaune mesure de 2 à 2,5 mm. de long et ne se place plus horizontalement par rapport au filet.

g). — Le filet mesure 1,5 mm. de long. L'anthère, de 3 mm. de long, possède une largeur inférieure à 1 mm.; elle est de couleur jaune. Nous avons observé des cas où l'extrémité supérieure de telles anthères était encore colorée normalement.

h). — Le filet ne mesure plus que 1 mm. de long. L'anthère d'une longueur de 1,5 mm. n'est plus qu'une lamelle jaunâtre. Ce cas représente l'étamine de la fleur femelle typique, très fréquente dans la nature. Au microscope, ces lamelles jaunâtres que sont les étamines, se montrent fortement chargées de mâcles d'oxalate de chaux, surtout le long des lignes de déhiscence. Par transparence, on constate : tantôt l'existence de pollen formé de coques plus ou moins bosselées, tantôt l'absence complète de vestiges polliniques. En coupe transversale, on peut voir, dans certains cas, la cavité correspondant aux sacs polliniques limitée à l'extérieur par une paroi comportant des cellules épidermiques basses sans papilles; la couche correspondant à l'assise mécanique, fortement aplatie, est dépourvue de tout indice d'épaississement ligneux (*fig.* 2). Dans d'autres cas, la cavité des sacs est devenue virtuelle; les parois s'étant affaissées sont venues en contact les unes avec les autres; le connectif s'est transformé en un tissu lacuneux.

E). — ÉTAMINES RÉDUITES A LEUR FILET

Le stade ultérieur dans l'échelle des réductions est représenté par un organe sans trace d'anthère. Le filet seul est visible. A sa partie supérieure, il présente un petit renflement courbé en crosse sans aucune différenciation.

F). — ABSENCE COMPLÈTE D'ÉTAMINES

Ces restes de filets dont la taille peut être plus ou moins importante, nous amènent à prévoir le cas où les moindres vestiges de l'élément mâle ont rigoureusement cessé

d'exister. Ce cas qui, dans la nature, est d'une extrême rareté, a été observé par nous dans les prés environnant Saint-Mansuy, près Nancy. Grâce à cette observation, nous sommes donc en présence de toute la série continue et ininterrompue de formes réductionnelles allant de l'étamine normale jusqu'à la disparition complète de cet organe.

***

Si maintenant, nous considérons l'ensemble de cette série évolutive telle que nous venons de la présenter, nous verrons que l'élément le premier atteint est le grain de pollen lui-même. En effet, dans toute la série des réductions rencontrées où le filet ou l'anthère sont atteints, soit indépendamment l'un de l'autre, soit simultanément, nous n'avons jamais rencontré un grain intact. La réduction, avant de frapper les éléments accessoires comme la paroi de l'anthère ou les dimensions du filet, semble s'attaquer avant tout à l'élément essentiel de l'appareil mâle : le grain de pollen. De sorte que, si nous sommes en face d'une étamine ayant subi n'importe quelle atteinte, tant morphologique qu'histologique, nous pouvons en déduire qu'elle ne renferme pas de pollen apte à la reproduction. Ce fait si singulier, de frapper avant tout l'élément essentiel de l'appareil sexuel mâle, se retrouve (p. 97) également dans les cas de l'appareil sexuel femelle. — *Il semble donc que ces réductions, qu'elles soient de nature gynodimorphe ou androdimorphe, frappent en premier lieu l'élément essentiel des deux appareils sexuels.*

SOUS-CHAPITRE II

La Fleur

Étude des différentes catégories de fleurs résultant du polymorphisme staminal.

L'étude morphologique et histologique de l'étamine de *Knautia arvensis*, prise isolément, nous a permis de nous rendre compte de l'existence d'un processus de régression ininterrompue allant de l'étamine normale exserte et déhiscente jusqu'à la suppression complète de toute trace d'étamine. — L'androcée d'une fleur de *Knautia arvensis* constitué, dans le cas normal, par quatre pièces, peut subir une variation parallèle : les quatre étamines de l'androcée peuvent appartenir à l'un ou l'autre des stades de réduction que nous venons de décrire. Il y a donc à envisager autant de sortes de fleurs qu'il y a de catégories staminales. — Mais la complexité de l'androcée, chez *Knautia arvensis*, est plus grande encore. En effet, les quatre étamines, au lieu d'appartenir à une seule catégorie réductionnelle, peuvent appartenir à deux ou plusieurs de ces catégories. De plus, dans une fleur comportant plus d'une catégorie d'étamines, on peut observer des rapports numériques variés entre ces catégories. — Nous envisagerons donc les différentes sortes de fleurs rencontrées dans la nature, qui se distinguent par des caractères tirés de l'androcée.

Au point de vue de la constitution morphologique de l'androcée, nous distinguerons trois sortes principales de fleurs :

1) Celles dont l'androcée est constitué par une seule catégorie d'étamines; ce sont les fleurs *homostaminées*.

2) Celles dont l'androcée est constitué par un mélange d'au moins deux catégories d'étamines; ce sont les fleurs *hétérostaminées*.

3) Celles dont l'androcée a complètement avorté et ne présente aucune trace ni d'anthère ni de filet; ce sont les fleurs *astaminées*.

Fleurs homostaminées

Il existe autant de sortes de fleurs *homostaminées* que nous avons distingué de catégories d'étamines dans le sous-chapitre précédent. En premier lieu, nous avons donc, la fleur hermaphrodite typique.

Fleur hermaphrodite typique. — Envisageons la fleur dont l'androcée est constitué par quatre étamines longues, exsertes, déhiscentes, fournissant un pollen normal. Nous sommes ici en présence de la fleur essentiellement hermaphrodite. C'est le type floral le plus répandu chez *Knautia arvensis*, comme d'ailleurs dans les autres espèces gynodimorphes; il l'emporte de beaucoup, numériquement, sur les types de fleurs dont l'androcée est morphologiquement frappé de régression (*fig.* 3).

A partir de cette fleur typiquement hermaphrodite, non encore atteinte par les processus réductionnels, nous allons suivre un plan d'étude parallèle à celui que nous avons déjà établi pour l'étude des différentes catégories d'étamines, à savoir :

A. — Fleurs qui, sous des apparences morphologiques normales, cachent les premiers stades d'avortement de l'androcée.

B. — Fleurs possédant un androcée dont les quatre pièces ont subi des réductions n'intéressant que le filet.

C. — Fleurs possédant un androcée dont les quatre étamines ont subi des réductions n'intéressant que l'anthère.

D. — Fleurs possédant un androcée dont les quatre étamines ont subi des réductions intéressant à la fois le filet et l'anthère.

E. — Fleurs dont les étamines sont réduites à leurs filets.

F. — Fleurs complètement dépourvues d'étamines.

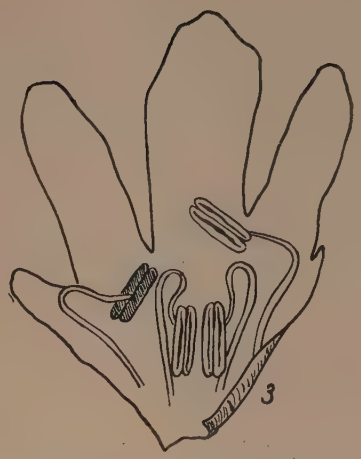


FIG. 3. — *Knautia arvensis.* Androcée de la fleur hermaphrodite typique. — Gr. : 4.

A). — *Fleurs qui, sous des apparences morphologiques normales, cachent les premiers stades d'avortement de l'androcée.*

Il existe des fleurs de *Knautia arvensis* dont les quatre étamines possèdent tous les caractères morphologiques des étamines normales (dimensions des anthères, des filets, pigmentation). Mais l'étude histologique révèle que nous sommes en présence des premiers stades d'avortement. En effet, dans certains cas, l'assise mécanique ne présente plus les épaississements ligneux des parois de ses cellules qui ont toutefois gardé les dimensions et la forme des cellules normales. — Dans d'autres cas, nous voyons des grains de pollen vides, affaissés en forme de biscuit, à côté de grains pleins conformés normalement. Rien, dans la morphologie extérieure, ne permet de prévoir cette réduction qui est au début de son action. Aussi, un examen purement morphologique est-il insuffisant pour apprécier la valeur sexuelle d'une fleur : il doit donc toujours être accompagné d'une étude histologique.

B). — *Fleurs possédant un androcée dont les quatre pièces ont subi des réductions n'intéressant que le filet.*

Par suite de la réduction des filets (4 mm. au lieu de 11), les anthères, au lieu d'être nettement exsertes, sont ramenées à l'entrée même de la gorge corolline; phénomène qui fixe aussitôt l'attention de l'observateur. — Ces anthères, de dimensions normales, peuvent avoir conservé leur pigmentation primitive, ou, ce qui est plus fréquent, cette coloration fait défaut et, à sa place, on voit apparaître une coloration jaune-clair qui rend ces fleurs très apparentes. — Ce stade réductionnel a été rencontré chez *Knautia arvensis*, mais surtout chez *Knautia silvatica* et *Succisa pratensis*, où il semble être plus fréquent.

C). — *Fleurs possédant un androcée dont les quatre étamines ont subi des réductions n'intéressant que l'anthère.*

Comme nous l'avons déjà signalé à propos des étamines étudiées séparément, ce stade réductionnel qui n'intéresse que les anthères, laissant intacts les filets, est de

beaucoup le moins fréquent. Les fleurs de cette catégorie sont caractérisées par des filets de dimensions normales portant à leurs extrémités des anthères le plus souvent sub-globuleuses ayant conservé leur pigmentation primitive; nous savons (p. 21) que ces anthères sont encore capables de s'ouvrir.

D). — *Fleurs possédant un androcée dont les quatre étamines ont subi des réductions intéressant à la fois les filets et les anthères.*

Cette catégorie florale renferme un très grand nombre de représentants. Comme pour l'étude des étamines, nous pouvons établir à propos des fleurs une série continue

FIG. 4 à 7. — *Knautia arvensis.*
Ces quatre figures montrent les réductions progressives de l'androcée. — Gr. : 4.

de stades régressifs, allant de la fleur mâle typique à la fleur femelle comportant quatre étamines à filets très courts et à anthères lamelleuses.

Les figures 4, 5, 6 et 7 montrent les réductions progressives des quatre filets et des quatre anthères.

L'étude histologique de cet ensemble de cas réductionnels nous a montré, qu'à aucun moment, on ne saurait rencontrer du pollen conformé normalement. Aussi toute cette série de fleurs que nous venons de passer en revue, si elles sont encore morphologiquement hermaphrodites, sont déjà unisexuées au point de vue fonctionnel, l'appareil mâle ayant cessé d'exercer ses fonctions.

FIG. 8 et 9. — *Knautia arvensis.*
Etamines réduites à leurs filets (8) ou complètement avortées (9). — Gr. : 4.

E et F). — Cette question de la valeur fonctionnelle de l'appareil mâle ne se pose plus que pour les fleurs des catégories E et F. Dans la première de ces catégories (E) nous rencontrons des fleurs où les anthères ont entièrement disparu. Dans le fond du tube corollin, on n'aperçoit plus que quatre rudiments de filets aux extrémités légèrement courbées en crosse (*fig.* 8).

Avec les fleurs complètement dépourvues de tout vestige d'étamine, même du plus faible tronçon de filet, nous aboutissons à l'autre extrémité de la série comportant des fleurs rigoureusement unisexuées, à la fois morphologiquement et biologiquement. C'est là la fleur femelle typique (*fig.* 9) par excellence, qui fait ainsi pendant

à la fleur hermaphrodite typique. Des états floraux analogues ont pu être observés par nous chez des espèces autres que *Knautia arvensis*. Tels sont les cas de *Knautia silvatica* (*fig.* 10, 11 et 12), *K. hybrida* (*fig.* 13 et 14), *Scabiosa Columbaria* (*fig.* 15 et 16),

FIG. 10, 11, et 12. — *Knautia silvatica.*
Androcée normal (10) et en voie de réduction (11 et 12). — Gr. : 4.

Succisa pratensis (*fig.* 17, 18 et 19), *Scabiosa maritima* (*fig.* 20 et 21) et *Cephalaria leucantha* (*fig.* 22 et 23).

Ce qui précède nous met en mesure d'affirmer que, toutes les fois que nous sommes en face d'une fleur *homostaminée* atteinte si peu que ce soit, et de quelque façon que ce soit, par le processus réductionnel, nous avons affaire à une fleur physiologiquement femelle. Dans le cas où la fleur présente un androcée développé normalement,

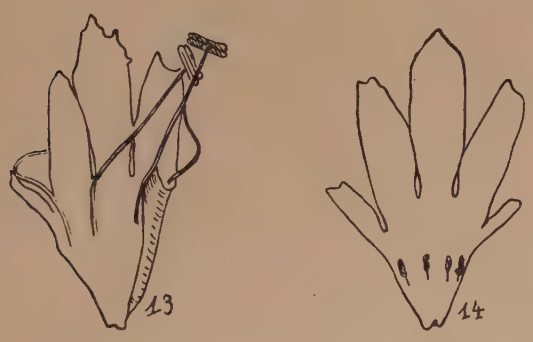


FIG. 13 et 14. — *Knautia hybrida.*
Androcée normal (13)
et en voie de réduction (14). — Gr. : 4.

FIG. 15 et 16. — *Scabiosa Columbaria.*
Androcée normal (15)
et en voie de réduction (16). — Gr. : 4.

l'examen morphologique seul ne peut plus nous renseigner sur la valeur fonctionnelle d'un tel appareil; il faut qu'il soit accompagné d'une étude histologique nous renseignant sur l'état des grains de pollen ainsi que sur la paroi des anthères. — Une fleur peut donc être rigoureusement hermaphrodite au point de vue morphologique, mais déjà unisexuée physiologiquement parlant : l'élément essentiel de l'appareil mâle étant frappé de réduction bien avant les éléments accessoires (filet, anthère, pigmentation).

Par conséquent, dans le groupe des fleurs homostaminées, il convient de faire deux grandes divisions en se basant sur l'état sexuel de ces fleurs : 1) *Fleurs homosta-*

minées où les quatre étamines remplissent intégralement leurs fonctions sexuelles; ce sont les fleurs hermaphrodites typiques. — 2) *Fleurs homostaminées* comprenant

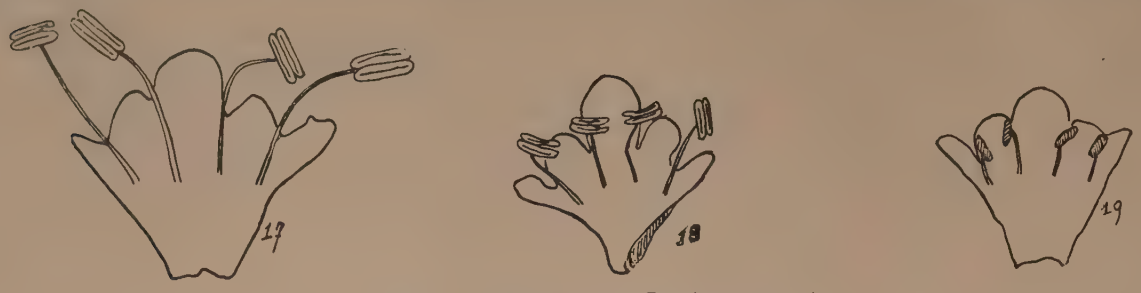


FIG. 17, 18 et 19. — *Succisa pratensis.*
Androcée normal (17) et en voie de réduction (18 et 19). — Gr. : 4.

toutes quatre étamines au même degré d'avortement et ne fonctionnant plus au point de vue sexuel. — Ce sont déjà des fleurs unisexuées.

Nous ne faisons que mentionner ici les fleurs dont les étamines sont transformées en lames pétaloïdes, pour y revenir plus loin à propos de la *Paragynodiœcie.*

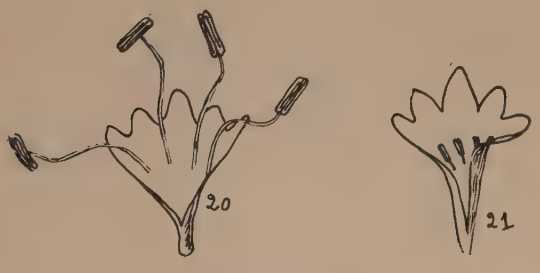


FIG. 20 et 21. — *Scabiosa maritima.*
Androcée normal (20)
et en voie de réduction (21). — Gr. : 4.

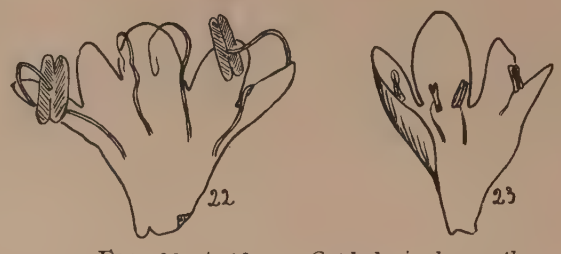


FIG. 22 et 23. — *Cephalaria leucantha.*
Androcée normal (22)
et en voie de réduction (23). — Gr. : 4.

FLEURS HÉTÉROSTAMINÉES

Dans cette catégorie, l'androcée est formé par la réunion, dans une même fleur, d'au moins deux catégories d'étamines. Les combinaisons, observées par nous dans la nature, se réduisent à l'association de deux ou trois catégories de pièces mâles. Dans cette série de fleurs hétérostaminées, nous avons pu constater, comme dans celle des fleurs homostaminées, l'existence de formes voisines allant de la fleur hermaphrodite à la fleur unisexuée femelle. Une fleur hétérostaminée sera dite hermaphrodite, quand elle comprend au moins une étamine susceptible de fournir du pollen normal, les trois autres pouvant appartenir à n'importe quelle catégorie d'étamines en voie de régression (*fig.* 24). Inversement une fleur hétérostaminée sera dite femelle si son androcée ne comprend aucune étamine susceptible de fournir du pollen normal. C'est le premier cas qui est de beaucoup le plus fréquent dans la nature.

Nous représentons l'état sexuel d'une fleur hétérostaminée, par une fraction dont le numérateur indique le nombre des étamines fournissant du pollen normal, et le dénominateur le nombre des étamines non fonctionnelles. Exemple : 1/3, 2/2, et 3/1 pour trois fleurs hétérostaminées hermaphrodites. Une fleur hétérostaminée femelle

sera représentée par une fraction dont le numérateur est égal à zéro, et dont le dénominateur comprendra deux chiffres : celui de gauche exprime le nombre des étamines les moins réduites et celui de droite le nombre des étamines les plus avortées. Exemple : 0/1.3, 0/2.2, 0/3.1, pour trois fleurs hétérostaminées femelles.

FIG. 24. — *Scabiosa maritima*. Fleur hétérostaminée. — Gr. : 4.

Sur un même individu et sur un même capitule, les rapports numériques existant entre les différentes catégories d'étamines des diverses fleurs hétérostaminées, ne semblent répondre à aucune loi précise. Ainsi, l'étude de huit capitules gynomonoïques de *Knautia arvensis*, choisis parmi les plus riches en fleurs hétérostaminées, étude faite en juin 1934, nous a permis de constater les faits réunis dans le tableau suivant :

1°	Capitule de	75	fleurs dont	36	hétérostaminées	24 3/1, 6 2/2, 6 1/3;
2°	—	72	—	29	—	3 3/1, 6 2/2, 20 1/3;
3°	—	70	—	28	—	8 3/1, 9 2/2, 11 1/3;
4°	—	71	—	20	—	8 3/1, 7 2/2, 5 1/3;
5°	—	64	—	21	—	16 3/1, 5 2/2;
6°	—	55	—	25	—	6 3/1, 10 2/2, 9 1/3;
7°	—	45	—	32	—	10 3/1, 13 2/2, 9 1/3;
8°	—	54	—	27	—	10 3/1, 6 2/2, 11 1/3.

Des fleurs hétérostaminées ont été observées par nous chez des espèces de Dipsacacées autres que *Knautia arvensis;* à savoir, *Knautia silvatica*, *Succisa pratensis*, *Scabiosa Columbaria* et *Scabiosa maritima* (*fig.* 24).

M. CORRENS (1907, **29**, pp. 130-135), étudiant chez *Satureia hortensis* les formes de transition entre fleurs hermaphrodites et fleurs femelles, se demande si lors d'un développement inégal des quatre étamines d'une même fleur, certaines d'entre elles ne sont pas, suivant leur position, frappées plus souvent de régression que d'autres. L'auteur arrive à la conclusion suivante : chacune des quatre étamines, peut devenir rudimentaire avec une fréquence égale à celle de ses voisines. Mais, quand une des quatre étamines est atteinte, les deux voisines ont beaucoup plus de chances d'avorter que la quatrième, diamétralement opposée à celle frappée la première.

Dans la série très complexe des fleurs hétérostaminées, nous avons donc distingué deux groupes de fleurs suivant leur état sexuel : 1° Les fleurs hétérostaminées hermaphrodites où cet état sexuel est réalisé par au moins une étamine fournissant du pollen normal; les trois autres pouvant appartenir à n'importe quelle autre catégorie réductionnelle. — 2° Les fleurs hétérostaminées biologiquement unisexuées femelles, où les quatre étamines sont à des stades variés de réduction.

SOUS-CHAPITRE III

Le Capitule

Étude des différentes catégories de capitules résultant du polymorphisme staminal.

L'étude de la sexualité florale nous a amené à distinguer, chez *Knautia arvensis*, deux catégories bien distinctes de fleurs : des fleurs hermaphrodites et des fleurs unisexuées femelles. Ces deux termes extrêmes sont reliés l'un à l'autre par une chaîne ininterrompue de formes de transition : formes d'autant plus nombreuses qu'à côté des fleurs homostaminées existent des fleurs hétérostaminées, réalisant ainsi un passage bien gradué d'une forme sexuelle donnée aux formes sexuelles voisines.

Ces fleurs, à quelque catégorie sexuelle qu'elles appartiennent, se groupent en grand nombre à la surface de réceptacles de surface réduite, pour former des capitules involucrés, nettement séparés les uns des autres et jouissant, quant à leur composition florale, d'une autonomie qui, dans certains cas, peut, sur un même individu, aller jusqu'à la séparation des sexes.

A un point de vue ayant plus spécialement trait à la sexualité, nous pouvons prévoir, grâce aux différentes catégories d'étamines et de fleurs que nous connaissons déjà, l'existence de capitules ne portant qu'une seule catégorie de fleurs : ce sont les *capitules homogènes*. D'autres capitules, comprenant deux ou plusieurs catégories de fleurs, constituent les *capitules hétérogènes*. Ces deux sortes de capitules existent dans la nature.

Capitules de composition homogène

Les capitules de composition homogène comportent, par définition, un ensemble de fleurs construites toutes sur le même plan (au point de vue staminal). Ces capitules forment donc des catégories aussi nombreuses que les fleurs qui ont été décrites plus haut. Nous aurons ainsi à envisager autant de sortes de capitules homogènes que nous avons envisagé de sortes de fleurs homostaminées. — Nous verrons successivement les catégories suivantes :

a). — *Capitules homogènes hermaphrodites.* — Ce genre de capitules est composé de fleurs toutes typiquement hermaphrodites; leur androcée est formé par quatre étamines longues, exsertes, déhiscentes, fournissant un pollen fertile.

b). — *Capitules homogènes à androcée atteint.* — Vient ensuite toute une série de capitules homogènes portant des fleurs toutes semblables et dont l'androcée est en voie de régression. Nous aurons à envisager en premier lieu l'existence de capitules ne comportant que des fleurs toutes morphologiquement hermaphrodites, mais biologiquement entrées dans la voie de la régression sexuelle. Les étamines ont leurs filets et leurs anthères de dimensions et de pigmentation normales; mais l'étude histologique révèle un état sexuel atteint : l'assise mécanique présente parfois des cellules incomplètement développées. De plus, un fort pourcentage de grains de pollen n'arrivent pas à leur

terme normal. Il s'agit donc là de capitules qui, sous un aspect morphologique complètement normal, cachent les premiers stades de réduction vers l'unisexualité.

c). — Capitules formés de fleurs ne renfermant que des étamines dont le filet, seul, a subi des réductions.

d). — Capitules dont les processus réductionnels ne se sont abattus que sur les anthères; les filets gardant des dimensions normales. — Ce genre de capitule n'a été rencontré que très rarement, et seulement chez *Knautia arvensis*.

e). — Mentionnons ensuite la série très complexe de capitules, comprenant des fleurs où les réductions intéressent à la fois le filet et l'anthère. — Nous savons, par ce qui précède, que l'ensemble des capitules de cette série ne remplissent plus leurs fonctions mâles et que, malgré le développement morphologique plus ou moins poussé de leur androcée, nous devons les considérer généralement comme, au moins, biologiquement unisexués.

En ce qui concerne les capitules ne comprenant que des fleurs dont les étamines sont, soit réduites à leurs filets, soit complètement absentes, la question de leur unisexualité femelle ne peut pas être mise en doute. — Nous ajoutons que ces deux dernières catégories de capitules sont de beaucoup moins fréquentes que celles signalées précédemment. En effet, les capitules à fleurs rigoureusement femelles, sans trace d'étamines, n'ont été trouvés par nous que dans des prés des environs de Nancy. La rareté de cette forme n'a cependant rien qui puisse nous étonner. En effet, si nous nous renseignons sur ce qui se passe pour des plantes pléogames d'autres familles, nous voyons que les différentes formes sexuelles ne sont pas également fréquentes. — Ainsi, en ce qui concerne *Thymus Serpyllum*, espèce également gynodioïque, Darwin (1878, **37**, p. 307) rapporte que, d'après ses propres observations et celles d'autres auteurs, cette plante a été vue gynodioïque en Angleterre, en Allemagne et aux environs de Menton. Delpino, au contraire, dit qu'il a trouvé cette plante aux environs de Florence dans un état trimorphe comprenant des individus hermaphrodites, femelles, et mâles : ces derniers étant pourvus de pistils avortés. Il en est de même de cette affirmation de Lecoq (*loc. cit.*), d'après laquelle il existerait, chez *Knautia arvensis*, des fleurs et des capitules mâles dont les stigmates auraient avorté. Mais, jusqu'à présent, nous n'avons pas pu confirmer cette observation. — De même Muller (1873, **104**, p. 372), étudiant la biologie florale chez *Scabiosa Columbaria*, déclare qu'il n'a pas rencontré de capitules à étamines avortées aux environs de Lippstadt, alors que, en France, particulièrement en Alsace, la forme femelle est relativement fréquente (p. 187).

Capitules de composition hétérogène

Si, à la surface d'un réceptacle floral, nous trouvons réunies des fleurs homostaminées hermaphrodites et des fleurs homostaminées femelles; ou si, à ces deux catégories de fleurs ou seulement à l'une d'elles, nous voyons s'adjoindre des fleurs hétérostaminées hermaphrodites, ou des fleurs hétérostaminées femelles, ou ces deux catégories à la fois, nous avons affaire à un capitule hétérogène. De toutes les combinaisons possibles, six ont été observées par nous dans la nature. Elles sont, dans l'ordre de complexité décroissante :

1° Capitules à fleurs hermaphrodites homostaminées, plus fleurs femelles homostaminées, plus fleurs hermaphrodites hétérostaminées, plus fleurs femelles hétérostaminées;

2° Capitules à fleurs hermaphrodites homostaminées, plus fleurs femelles homostaminées, plus fleurs hermaphrodites hétérostaminées;
3° Capitules à fleurs hermaphrodites homostaminées, plus fleurs femelles homostaminées;
4° Capitules à fleurs hermaphrodites hétérostaminées, plus fleurs femelles homostaminées, plus fleurs femelles hétérostaminées;
5° Capitules à fleurs femelles homostaminées, plus fleurs hermaphrodites hétérostaminées;
6° Capitules à fleurs hermaphrodites homostaminées, plus fleurs hermaphrodites hétérostaminées.

Au point de vue de la fréquence avec laquelle ces six combinaisons se rencontrent dans la nature, nous avons observé que c'est la modalité 1 qui est la plus fréquente. Vient ensuite la modalité 2, puis les modalités 4 et 5 de fréquences sensiblement égales; ensuite la modalité 3 et la modalité 6. Ces deux dernières ont été rencontrées rarement.

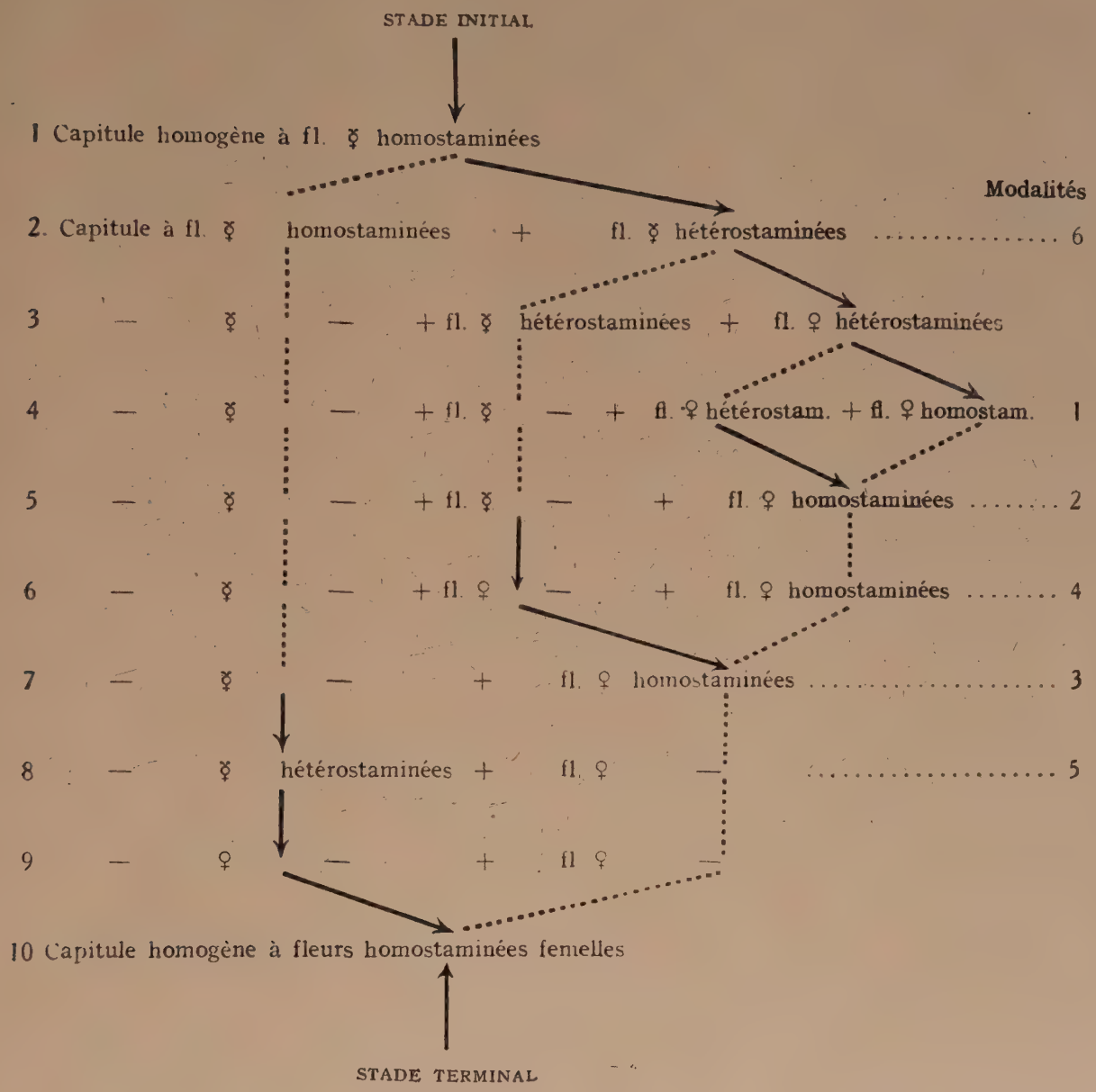
Nous avons déterminé la fréquence de ces diverses combinaisons, en examinant plusieurs centaines de capitules de composition hétérogène, cueillis au mois de Mai dans les prairies de la colline de Wangen (Bas-Rhin). — En ce qui concerne la question de l'évolution de la sexualité, à l'intérieur de cette série de capitules hétérogènes, nous voyons que ces inflorescences offrent tous les stades de transition entre le capitule homogène typiquement hermaphrodite et le capitule homogène typiquement unisexué femelle. De l'hermaphrodisme vers l'unisexualité, on peut sérier les six modalités de la façon suivante : au voisinage immédiat du capitule homogène à fleurs homostaminées hermaphrodites typiques, se place le capitule hétérogène de la modalité 6; ensuite, s'éloignant de cette forme sexuelle pour s'approcher des capitules unisexués femelles, nous voyons se placer successivement les modalités 1, 2, 4, 3 et 5. En effet, de cette dernière au capitule typiquement unisexué femelle, il n'y a plus qu'un pas. Nous avons essayé de représenter dans le schéma ci-contre (p. 33), pour les capitules hétérogènes, cette gradation des divers états sexuels allant de l'hermaphrodisme à l'unisexualité femelle. Les flèches indiquent le passage d'un stade sexuel donné au stade sexuel le plus voisin. — Les lignes en pointillé indiquent qu'un état sexuel donné se retrouve inchangé au stade suivant.

Dans ce schéma, on peut remarquer qu'une fleur hermaphrodite homostaminée tend vers son stade sexuel le plus proche représenté par une fleur hermaphrodite hétérostaminée. Cette dernière, par suite de la régression des étamines fertiles en étamines stériles, passe au stade de la fleur femelle hétérostaminée qui, à son tour, devient homostaminée par suite de l'égalisation des divers éléments de son androcée (fleur hermaphrodite homostaminée —> fleur hermaphrodite hétérostaminée —> fleur femelle hétérostaminée —> fleur femelle homostaminée).

Ce schéma du passage gradué d'un capitule homogène typiquement hermaphrodite au capitule homogène typiquement unisexué femelle, met en relief qu'il ne s'agit pas là d'un changement brusque, mais que ce phénomène doit s'opérer progressivement par des sauts de faible amplitude, d'une forme staminale à la forme staminale la plus proche. — Ce n'est que de cette façon que l'on peut arriver à expliquer le grand nombre de formes de transition existant entre les deux extrêmes. — Si, dans la nature, nous n'avons pas trouvé tous les stades indiqués dans le schéma précédent, cela ne veut pas dire qu'ils n'existent pas. En effet, nous n'avons analysé qu'un nombre limité (quelques centaines) de capitules ne provenant que d'une seule localité (colline de Wangen). — Donc, comme pour les différentes catégories d'étamines et de

fleurs, il existe également, entre les différentes catégories de capitules, tous les degrés de passage du stade initial hermaphrodite au stade terminal, unisexué femelle.

Si nous étudions la sexualité statique présentée par ces différentes sortes de capi-



tules hétérogènes, nous verrons que ces capitules peuvent se classer en deux catégories distinctes : 1° ceux qui ne présentent que des fleurs hermaphrodites. — 2° ceux qui présentent un mélange de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles.

Les capitules appartenant à la première catégorie sont les moins nombreux. En effet, une seule modalité seulement appartient à cette catégorie, ce sont les capitules à fleurs homostaminées hermaphrodites et fleurs hétérostaminées hermaphrodites.

Cette modalité doit être peu stable, les fleurs hermaphrodites hétérostaminées se transformant facilement et rapidement en fleurs femelles hétérostaminées, et de là en fleurs femelles homostaminées. Il s'agit donc d'un hermaphrodisme atteint, diminué.

Quant à la deuxième catégorie, elle renferme toutes les autres modalités. Quelle que soit leur complexité, ces différentes modalités ont un caractère commun : tous les capitules appartenant à chacune d'elles présentent deux sortes de fleurs : des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles, sauf la catégorie 9 du schéma p. 33 qui ne renferme que des fleurs femelles.

Nous savons que DARWIN (1878 **37**, p. 13) appelle gynomonoïques les espèces gynodimorphes dont les pieds portent à la fois des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles. Pour alléger l'exposé, nous étendons la signification de ce terme aux capitules hétérogènes portant les deux sortes de fleurs : que ces fleurs soient homostaminées ou hétérostaminées.

Les capitules gynomonoïques observés dans la nature qui, au point de vue de leur composition florale, peuvent présenter six modalités différentes, dont on a vu (p. 33) l'importance quant à la phylogénie du sexe, posent deux autres problèmes : 1° Y a-t-il un rapport numérique constant ou variable entre le nombre des fleurs hermaphrodites et celui des fleurs femelles des capitules gynomonoïques? 2° Les différentes sortes de fleurs sont-elles réparties au hasard à la surface d'un capitule, ou leur distribution répond-elle à une loi bien déterminée?

Y a-t-il un rapport numérique, constant ou variable, entre le nombre des fleurs hermaphrodites et celui des fleurs femelles des capitules gynomonoïques?

Pour connaître le rapport qui lie numériquement les deux sortes de fleurs d'un capitule gynomonoïque, nous avons compté les fleurs hermaphrodites et les fleurs femelles et nous avons calculé le pourcentage de chacune de ces deux formes. — Nous avons réalisé cette opération sur *Knautia arvensis* et sur *Knautia silvatica*, et nous avons comparé entre eux les résultats obtenus. — Nous avons comparé, de plus, ces derniers résultats à ceux fournis par des capitules gynomonoïques de plantes d'autres familles.

TABLEAUX

Rapports numériques entre les fleurs hermaphrodites et les fleurs femelles des capitules gynomonoïques de Knautia arvensis.

Numéros des pieds	Date	Fleurs par capitules	Fleurs ☿		Fleurs ♀	Fleurs ☿ en %	Fleurs ♀ en %	Rapport ☿ % / ♀ %
			homo-staminées	hétéro-staminées				
1	23 Mai 1934	95	19	29	47	50,5	49,4	1,02
	24 Mai 1934	95	1	21	73	23,1	76,8	0,3
	29 Mai 1934	73	4	19	50	31,5	68,4	0,4
	29 Mai 1934	76	34	34	10	89,4	13,1	6,8
	30 Mai 1934	71	8	36	27	61,9	38,–	1,6
	31 Mai 1934	55	6	25	24	56,3	43,6	1,2
2	—	54	6	27	21	61,1	38,8	1,5
3	—	75	19	36	20	73,3	26,6	2,7
4	—	72	9	19	44	38,8	61,1	0,6
5	—	70	7	28	35	50,–	50,–	1,–
6	—	71	27	20	24	66,1	33,8	1,9
7	13 Juin 1934	58	9	22	27	53,4	46,5	1,1

NOTA. — Les six premiers groupes de résultats, obtenus à des dates différentes, ont été fournis par le même individu. — L'examen de douze capitules gynomonoïques de *Knautia arvensis* nous a fourni des résultats très hétérogènes, le maximum étant de 76,8% de fleurs femelles et le minimum de 13,1% de fleurs femelles. — Les autres valeurs oscillent en moyenne entre 30 et 40%. Il n'y a donc aucune régularité apparente. — Les capitules produits par un même pied sont sujets aux mêmes variations.

Rapports numériques entre les fleurs hermaphrodites et les fleurs femelles des capitules gynomonoïques de Knautia silvatica.

Numéros des pieds	Date	Fleurs par capitules	Fleurs ☿		Fleurs ♀	Fleurs ☿ en %	Fleurs ♀ en %	Rapport ☿ % / ♀ %
			homo-staminées	hétéro-staminées				
1	9 Juillet 1934	35	12	6	17	51,4	48,5	1,05
2	9 Juillet 1934	40	22	3	15	62,5	37,5	1,6
3	9 Juillet 1934	44	22	4	18	59,–	40,9	1,4
4	9 Juillet 1934	32	13	12	7	78,1	21,8	3,5
5	9 Juillet 1934	28	3	3	22	21,4	78,5	0,27
6	6 Juillet 1934	49	13	17	19	61,2	38,7	1,58
7	6 Juillet 1934	32	7	5	20	37,5	62,5	0,6
8	6 Juillet 1934	32	12	13	7	78,1	21,8	3,5
9	6 Juillet 1934	42	9	12	21	50,–	50,–	1,–
10	6 Juillet 1934	35	7	16	12	65,7	34,2	1,9

Rapports numériques entre les fleurs hermaphrodites et les fleurs femelles de capitules gynomonoïques de Bellis perennis.

(Tous les capitules ont été cueillis et examinés le 26 avril 1936).

Numéros des pieds	Nombre de fleurs par capitules	Fleurs ☿	Fleurs ♀	Fleurs ☿ en %	Fleurs ♀ en %	Rapport ☿ en % / ♀ en %
1	210	164	46	78,–	21,9	3,65
2	279	217	62	77,7	20,2	3,50
3	228	179	49	78,5	21,4	3,65
4	229	172	57	75,1	34,8	3,01
5	220	177	43	80,4	19,5	4,11
6	219	175	44	79,9	20,–	3,97
7	234	187	47	79,9	20,–	3,97
8	281	222	59	79,–	20,9	3,76

De l'examen des trois tableaux précédents, et surtout de l'étude comparée de la colonne des rapports, il ressort que, pour les capitules gynomonoïques de *Knautia arvensis* et de *Knautia silvatica*, les rapports numériques constatés entre les fleurs hermaphrodites et les fleurs femelles sont sujets à de très amples variations, non seulement lorsqu'on compare des capitules fournis par des individus différents, mais même lorsqu'on compare entre eux des capitules cueillis sur un même individu.

Au contraire, pour *Bellis perennis* gynomonoïque, le rapport numérique entre les fleurs hermaphrodites et les fleurs femelles portées par des capitules et des pieds différents, ne subit pas de variations très notables.

Les différentes sortes de fleurs sont-elles réparties au hasard, à la surface d'un capitule gynomonoïque, ou leur distribution répond-elle à une loi bien déterminée?

Les deux sortes de fleurs d'un capitule gynomonoïque sont-elles distribuées sans ordre à la surface du réceptacle, ou bien occupent-elles des positions relatives fixes, comme les deux sortes de fleurs portées par le capitule des Composées-Radiées gynomonoïques.

Nous envisagerons l'étude de la répartition des diverses catégories de fleurs sur le réceptacle, successivement pour *Knautia arvensis*, *Knautia silvatica*, *Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis*.

Knautia arvensis. — Étudiant cette question de la répartition des deux sortes de fleurs sur des capitules gynomonoïques de *Knautia arvensis* et pour faciliter l'étude comparée de ces capitules, nous avons distingué à leur surface plusieurs zones circulaires concentriques : 1° *zone périphérique ou basale :* elle comprend toutes les fleurs plus ou moins rayonnantes du pourtour d'un capitule de Dipsacacée. — 2° *zone subpériphérique :* elle succède immédiatement à la zone périphérique. Cette zone est

une véritable zone de transition au point de vue morphologique, entre les fleurs de la périphérie et celles de l'intérieur du disque. Elle est le plus souvent, comme la zone périphérique, réduite à un seul verticille floral. — 3° *zone intermédiaire ou moyenne :* nous appellerons ainsi par extension toute la région circulaire comprise entre la zone subpériphérique et la zone centrale. — 4° *zone centrale ou apicale :* elle comprend les fleurs de la région axiale d'un capitule.

Suivant la taille d'un capitule considéré, le nombre de fleurs de chaque zone varie. En vue de l'établissement d'une loi de répartition des deux sortes de fleurs, ou plus exactement des trois sortes de fleurs (fleurs hermaphrodites homostaminées, fleurs hermaphrodites hétérostaminées et fleurs femelles hétéro ou homostaminées) à la surface d'un capitule gynomonoïque, nous avons analysé un ensemble de quarante capitules de *Knautia arvensis*, provenant des prairies de la colline de Wangen où ils ont été cueillis au début du mois de juin 1936. Les résultats de cette recherche sont résumés dans le tableau qui suit (pages 38 et 39).

L'étude de ce tableau, dont les colonnes doivent être examinées, à la fois, dans le sens horizontal (composition florale des différentes zones d'un seul et même capitule) et dans le sens vertical (nature des fleurs composant une région donnée des différents capitules examinés), nous fait connaître que les différentes catégories de fleurs peuvent être réparties de manières fort diverses à la surface d'un réceptacle. En effet, quand on examine de plus près la répartition florale dans chacune de ces inflorescences, on s'aperçoit qu'il y a des capitules, comme ceux qui correspondent aux numéros : 11, 13, 18, 20, où il semble difficile d'apercevoir un ordre dans la répartition des trois sortes de fleurs. — A côté de ces capitules, dont la répartition est difficile à interpréter, il y en a, et ils sont nombreux, où la zone périphérique ne comporte que des fleurs femelles ou des fleurs femelles mélangées à quelques rares fleurs hermaphrodites hétérostaminées. Tel est le cas des capitules correspondant aux numéros : 37, 35, 38, 40, 33, 31, 24, 22, 19, 18, 14, 12, 9, 6, 5, 4, 1. — Parmi ces derniers, il y en a (numéros : 4, 6, 12, 14 et 35) dont les diverses régions, sauf le centre, sont occupées par des fleurs femelles. En effet, pour le capitule numéro 4, les zones périphériques et subpériphériques ne sont occupées que par des fleurs femelles. Dans la zone intermédiaire, les fleurs femelles, qui prédominent de beaucoup, sont mêlées à des fleurs hermaphrodites homostaminées et à des fleurs hermaphrodites hétérostaminées. Dans la zone centrale, au contraire, il n'y a plus qu'une seule fleur femelle, les autres étant, dans la grande majorité, des fleurs hermaphrodites homostaminées. — Le capitule numéro 6 est de configuration plus nette encore : l'ensemble du capitule est occupé par des fleurs femelles, sauf dans la région centrale où l'on ne voit que six fleurs hermaphrodites hétérostaminées. — Le cas du capitule numéro 12 est très voisin du précédent, et n'en diffère qualitativement que par la présence d'une seule fleur hermaphrodite homostaminée. Le capitule numéro 14 est presque entièrement femelle. — Le capitule numéro 35 ne montre, dans la région centrale, que trois fleurs hermaphrodites homostaminées; tout le reste du capitule est femelle.

Si on ne considérait que ces cas, on pourrait être tenté de croire que la féminisation d'un capitule a dû se faire en direction centripète, à partir de la zone périphérique. C'est ce que nous ont montré les capitules numéros : 32, 38, 24, 22, 21, où le nombre des fleurs femelles diminue de la périphérie vers le centre. Les cas suivants

N°s	Zone périphérique,			Zone sub-périphérique			Zone intermédiaire			Zone centrale		
	♀ homosta-minées	♀ hétéro-sta-minées	♀	♀ homosta-minées	♀ hétéro-sta-minées	♀	♀ homosta-minées	♀ hétéro-sta-minées	♀	♀ homosta-minées	♀ hétéro-sta-minées	♀
1	—	3	19	6	6	9	1	13	12	4	4	4
2	2	3	14	—	6	9	—	—	22	2	2	12
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	26	—	—	34	2	4	25	9	3	1
5	—	—	19	3	6	3	2	4	13	7	2	3
6	—	—	19	—	—	28	—	—	20	—	6	5
7	14	2	—	6	3	5	12	2	12	11	—	2
8	5	4	4	1	1	12	1	2	11	1	1	4
9	—	—	20	1	8	9	1	3	27	2	8	7
10	—	7	17	—	3	13	—	1	17	—	—	15
11	5	8	10	7	2	9	6	2	12	6	2	4
12	—	—	15	—	—	20	—	—	16	1	4	6
13	1	7	8	—	7	5	4	5	1	4	6	4
14	—	—	18	—	—	20	—	—	25	—	1	10
15	14	—	—	1	6	5	—	3	12	—	—	11
16	16	—	—	18	—	—	10	—	—	—	2	5
17	2	7	8	17	2	—	2	8	5	6	11	—
18	2	1	15	5	3	6	1	7	11	2	6	5
19	—	—	18	—	—	19	—	—	20	—	5	7
20	3	4	12	10	12	2	5	14	7	7	2	12
21	2	5	12	4	7	—	5	5	7	4	8	2
22	—	—	24	—	4	16	—	—	22	1	6	5
23	20	—	—	25	—	—	15	7	1	1	4	13
24	—	1	13	7	6	1	—	4	5	3	4	4
25	17	4	—	—	2	16	7	11	11	2	5	10
26	20	—	—	19	1	1	21	1	—	12	1	4
27	7	3	2	14	3	3	3	4	13	5	5	10
28	18	1	—	17	1	—	11	7	—	5	6	—
29	5	4	6	15	2	1	4	1	16	4	8	4
30	4	9	2	3	7	—	2	10	2	6	5	—
31	—	—	22	—	—	18	2	1	24	—	2	13
32	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33	16	—	—	12	1	1	12	1	1	7	3	3
34	—	5	10	—	—	16	—	1	14	—	—	15
35	—	—	24	—	—	17	—	—	22	3	—	9
36	5	3	12	5	2	7	—	—	13	—	—	15
37	—	—	21	—	6	10	9	16	7	8	8	1
38	1	1	20	2	9	3	4	19	6	8	8	1
39	1	14	3	—	1	13	20	6	10	18	—	—
40	—	—	15	—	—	16	1	1	15	3	1	13

ÉTUDE DE LA RÉPARTITION DES DIFFÉRENTES SORTES DE FLEURS : ☿ HOMOSTAMINÉES, ☿ HÉTÉROSTAMINÉES ET ♀ HOMO. OU HÉTÉROSTAMINÉES, A LA SURFACE DES CAPITULES GYNOMONOIQUES DE *Knautia arvensis*, SUR LES 4 ZONES D'UN CAPITULE.

24 mai 1936.

OBSERVATIONS

Les fleurs ♀ sont représentées partout sauf dans la région centrale où se trouve une houppe de fleurs ☿.
Fleurs ♀ périphériques, fleurs ☿ centrales.
Les fleurs ♀ sont partout, sauf dans la région centrale, où il y a des fleurs ☿ hétérostaminées.
A la périphérie prédominance de fleurs ☿ de même au centre, mélange dans les régions intermédiaires.

Forte prédominance des fleurs ♀, absence presque totale de fleurs ☿ normales, présence de fl. ☿ hétérostaminées.
A partir de la zone intermédiaire tout est ♀, à la périphérie mélange de fl. ♀ et de fl. ☿ hétérostaminées, absence de fl. ☿ normales.
Répartition par paquets et non par zones circulaires.
Tout est ♀ jusque dans la zone centrale où il y a un mélange des 3.

Tout est ♀ sauf au centre où il y a 1 fleur ☿ hétérostaminée.
La zone périphérique comprend des fl. ☿ normales, la zone centrale des fl. ♀ normales, dans la région intermédiaire le nombre des fleurs ♀ augmente vers le centre, il n'y a pas de fleurs ☿ normales, mais des fl. ☿ hétérostaminées.
Fleurs ♀ nombreuses à la périphérie elles font défaut au centre où l'on voit des fl. ☿ normales et des fl. ☿ hétérostaminées.

Tout est ♀ sauf la région centrale.

Maximum de fleurs ♀ à la périphérie, minimum au centre.
Les fleurs ♀ sont abondantes dans les 3 premières zones, moins abondantes au centre.
Le centre est occupé par des fleurs ♀, les fleurs ☿ se trouvent dans les zones périphérique et subpériphérique.
Fleurs ♀ à la périphérie, il n'y a de fleurs ☿ homostaminées que dans la zone subpériphérique.
Pas de fleurs ♀, à la périphérie mais partout ailleurs.
Capitule peu évolué, prédominance de fleurs ☿, peu de fleurs ♀.

Capitule peu évolué, absence de fleurs ♀.

Capitule de transition, stades extrêmes rares, prédominance de fleurs ☿ hétérostaminées.
Les régions périphériques sont ♀, les fl. ☿ sont très peu nombreuses.
Fleurs ☿ homostaminées au centre et à la périphérie.

Grande prédominance de fleurs ♀, sauf à la périphérie; absence de fleurs ☿ homostaminées.
Tout est ♀ sauf 3 fleurs ☿ au centre.

Maximum de fleurs ♀ à la périphérie, minimum au centre.
La région centrale ne comporte que des fleurs ☿ homostaminées, des fl. ♀ se trouvent dans les zones plus externes.
Uniquement des fleurs ♀ dans les régions périphériques; le centre du capitule n'est pas encore totalement unisexué.

vont nous montrer que ce processus n'a aucune valeur générale. Dans le capitule numéro 36, les zones centrale et intermédiaire ne renferment que des fleurs femelles, alors que dans les zones périphériques, les fleurs femelles coexistent avec des fleurs hermaphrodites homostaminées ou hétérostaminées. — Tel est encore le cas du capitule numéro 34, presque entièrement unisexué : les fleurs hermaphrodites homostaminées y font complètement défaut, mais les six fleurs hermaphrodites hétérostaminées, au lieu de se trouver dans la région centrale, sont dans les zones périphérique et intermédiaire. — Dans le capitule numéro 26, la zone périphérique ne comporte que des fleurs hermaphrodites homostaminées, de rares fleurs femelles apparaissent dans la zone centrale. — Dans le capitule numéro 23 la disposition est très nette : les deux zones, périphérique et subpériphérique, ne renferment que des fleurs hermaphrodites homostaminées, alors que le centre en est sensiblement dépourvu et comporte un grand nombre de fleurs femelles. — Il en est de même pour le capitule numéro 16, où les fleurs femelles sont réduites à un îlot central entouré par des fleurs hermaphrodites homostaminées.

Si, dans les cas que nous venons de citer, nous avons pu voir une certaine régularité dans la disposition des différentes sortes de fleurs, nous ferons néanmoins remarquer que, pour se faire une idée exacte de la répartition des fleurs à la surface d'un capitule, il ne suffit pas d'enregistrer le nombre de fleurs de chaque catégorie existant dans une zone donnée. Si le résultat peut être satisfaisant dans certains cas, il ne l'est pas dans beaucoup d'autres. — Ainsi, si nous disons à propos du capitule numéro 33, qui renferme une forte majorité de fleurs hermaphrodites homostaminées, qu'il y a cinq fleurs hermaphrodites hétérostaminées : à savoir, une dans la zone subpériphérique, une dans la zone intermédiaire, et trois dans la zone centrale; et qu'il y a cinq fleurs femelles, dont une dans la zone subpériphérique, une dans la zone intermédiaire et trois dans la zone centrale, on ne peut pas savoir quelle est la situation respective

FIG. 25 à 28. — *Knautia arvensis.*
Schémas représentant les positions respectives des fleurs femelles (en blanc) et des fleurs hermaphrodites (hachures) sur des capitules.

de ces dix fleurs, alors que la figure 25 l'explique nettement. Il s'agit donc là d'une bande diamétrale composée de fleurs en régression. — Tel est encore le cas du capitule numéro 27 où les fleurs hermaphrodites homostaminées occupent dans la région périphérique une zone en forme de croissant (*fig.* 26). Dans la figure 27, qui ne correspond pas à un capitule analysé dans le tableau de la page 38, les hachures correspondent à la localisation de fleurs hermaphrodites homostaminées. La disposition des fleurs sur le capitule numéro 8 est encore rendue très manifeste par la figure 28, où les fleurs hermaphrodites occupent les positions représentées par des hachures.

Knautia silvatica. — Nous avons vu plus haut (p. 35) qu'au point de vue des rapports numériques entre les fleurs hermaphrodites et les fleurs femelles d'un capitule gynomonoïque, il n'y a pas de différence essentielle entre *Knautia arvensis* et

Knautia silvatica. — En ce qui concerne le mode de répartition des deux sortes de fleurs à la surface d'un capitule, les figures 29 à 36 nous donnent une idée de cette répartition chez la Scabieuse des forêts : les hachures représentent les fleurs femelles, les croix, les fleurs hermaphrodites. D'après ces schémas, nous pouvons nous rendre compte que les phénomènes, chez *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica*, sont entièrement superposables. — En effet, comme chez *Knautia arvensis*, nous distinguons pour la Scabieuse des forêts deux cas : dans le premier, représenté par la figure 29, les différentes catégories de fleurs sont disposées régulièrement par zones concentriques; dans le deuxième cas (*fig.* 30, 32 et 34), la localisation est des plus irrégulières

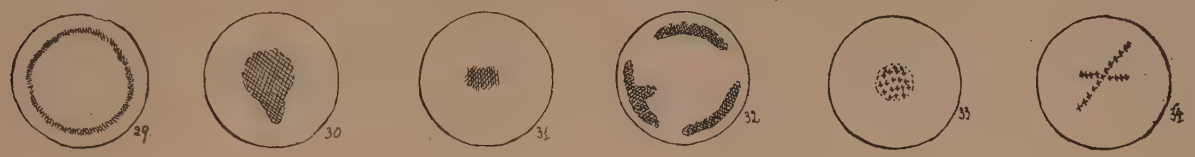


FIG. 29 à 34. — *Knautia silvatica.*
Schémas situant sur des capitules, les fleurs femelles (hachures) et les fleurs hermaphrodites (croix).

et des plus variables. — Comme pour *Knautia arvensis*, il peut y avoir un îlot central qui, dans un cas, peut être formé par des fleurs femelles (*fig.* 31) et qui, dans un autre cas (*fig.* 33) peut être formé par des fleurs hermaphrodites.

Scabiosa Columbaria. — Nous avons rencontré au mois de septembre 1935, des capitules gynomonoïques de *Scabiosa Columbaria* sur lesquels les *fleurs femelles étaient localisées dans la région périphérique.* Sur d'autres capitules de la même espèce, non seulement la région périphérique comprenait des fleurs femelles, mais encore la *région centrale.* Les fleurs périphériques femelles étaient normalement rayonnantes et zygomorphes.

Succisa pratensis. — Ici, comme dans le cas précédent, nous avons pu enregistrer une distribution régulière concentrique des fleurs femelles, par rapport aux fleurs hermaphrodites d'un capitule gynomonoïque.

Les capitules gynomonoïques des espèces *Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis* se sont donc montrés construits sur un plan différent de ceux des deux espèces précédentes. Nous avons rencontré dans la nature des capitules gynomonoïques où les fleurs femelles des deux espèces étaient disposées suivant des zones circulaires plus ou moins étroites, alternant avec des zones circulaires peuplées de fleurs hermaphrodites : dispositions qui font l'objet des figures 35 et 36. — Les hachures, dans les deux schémas précédents, indiquent les positions des fleurs femelles. Les hachures voisines du pourtour des capitules englobent la zone périphérique et la zone subpériphérique.

FIG. 35 et 36. — *Scabiosa Columbaria.*
Schémas montrant les localisations des fleurs femelles (hachures),

Nous résumerons ici nos remarques sur la localisation des différentes catégories

de fleurs à la surface d'un capitule gynomonoïque, en disant, qu'à côté de capitules montrant une disposition régulière par verticilles, il y en a d'autres où cette localisation empiète sur certaines parties du capitule, sans tenir compte des zones florales circulaires. — On ne peut pas dire, à propos des capitules gynomonoïques de *Knautia arvensis* et de *Knautia silvatica*, que les différentes catégories de fleurs se localisent régulièrement dans l'une ou l'autre des zones circulaires déjà mentionnées : phénomène de localisation que nous avons rencontré pour d'autres espèces de la même famille. — Si nos observations personnelles ne nous ont pas permis de dégager une loi générale relative à la disposition des fleurs hermaphrodites par rapport aux fleurs femelles, à la surface d'un capitule gynomonoïque de *Knautia arvensis*, la littérature nous rapporte cependant deux cas où une disposition régulière a été observée sur des capitules de cette même espèce : GUNTHART (1904, **64** *bis*, p. 209) dit que sur deux cents capitules environ, cueillis dans la prairie située en face de l'établissement d'anatomie de Zurich, il en a trouvé deux portant à la périphérie des fleurs femelles, et, dans la région interne, uniquement des fleurs hermaphrodites. — M. LAVIALLE (1934, **88**, p. 114) cite des cas de capitules de *Knautia arvensis* portant des fleurs hermaphrodites homostaminées au centre, et des fleurs presque toutes complètement asexuées (sans étamines et sans style développés) à la périphérie. M. LAVIALLE fait remarquer que ces deux dispositions individuelles et exceptionnelles des fleurs sur certains capitules de *Knautia arvensis*, rappellent : pour le cas observé par GUNTHART, la polygamie superflue de certaines espèces de la famille des Composées; pour les cas observés par lui-même, la polygamie frustranée que l'on rencontre dans d'autres espèces de la même famille.

***

Les capitules homogènes hermaphrodites et les capitules homogènes femelles sont les deux termes extrêmes d'une lignée évolutive. Entre ces deux états opposés, se trouve la série complète et variée des capitules gynomonoïques. — La composition florale de ces derniers change non seulement pour des pieds différents, mais encore pour deux capitules portés par le même individu (*Knautia silvatica* et *Knautia arvensis*). — Dans les cas de *Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis*, une répartition régulière des fleurs a pu être découverte à la surface des capitules.

SOUS-CHAPITRE IV

L'individu

Étude des différentes catégories d'individus résultant du polymorphisme staminal.

L'étude morphologique de l'androcée de *Knautia arvensis* nous a permis de distinguer, non seulement des fleurs et des capitules de sexualité nettement tranchée : fleurs hermaphrodites et fleurs unisexuées femelles, capitules hermaphrodites et capitules unisexués femelles, mais encore toute la gamme des états intermédiaires reliant les deux états extrêmes. L'examen des différentes modalités sous lesquelles peuvent se présenter les capitules gynomonoïques montre le chemin probable qu'à dû suivre cette évolution sexuelle des fleurs hermaphrodites vers les fleurs femelles. — Poursuivant des recherches analogues, en vue de la connaissance de la sexualité des différents individus, nous nous adresserons à *Knautia arvensis* et à *Knautia silvatica* comme types d'étude. Puis, nous examinerons si les autres genres et espèces se comportent de même, et si l'étude de leur sexualité peut contribuer à une meilleure connaissance des Dipsacacées gynodimorphes.

Nous distinguerons, dès maintenant, et par analogie avec ce que nous avons fait pour les fleurs et les capitules, des *individus homocéphalés* et des *individus hétérocéphalés*. — Les individus homocéphalés sont ceux qui ne portent que des capitules homogènes de même catégorie. Les individus hétérocéphalés correspondent à tous ceux qui portent soit deux ou plusieurs catégories de capitules homogènes, soit uniquement des capitules hétérogènes.

Les Individus homocéphalés

Individus homocéphalés hermaphrodites. — En premier lieu, nous sommes amené à considérer ces individus homocéphalés dont tous les capitules ne portent que des fleurs rigoureusement hermaphrodites, c'est-à-dire dont l'androcée homostaminé est formé d'étamines longues, exsertes, déhiscentes, fournissant un pollen d'apparence normale. Ces individus semblent être très répandus dans la nature et l'emporter quantitativement sur toutes les autres catégories de pieds (p. 182). Nous verrons plus loin cependant, combien il est hasardeux de se prononcer sur la sexualité d'un individu paraissant rigoureusement hermaphrodite, quand on ne l'a pas suivi pendant toute la saison et même pendant plusieurs années consécutives.

Nous avons eu l'occasion de suivre un pied hermaphrodite de *Knautia arvensis*, et cela pendant deux années successives : 1935 et 1936. Il s'agissait d'un pied à flo-

raison et fructification précoces (p. 204) se trouvant sur la Colline de Wangen. Pendant toute son époque de floraison, qui s'étend de la mi-mai jusqu'à la fin de juin, l'état sexuel de ce pied a été vérifié de huit jours en huit jours pendant deux années consécutives. A chaque examen, le pied n'était porteur que de fleurs hermaphrodites homostaminées.

Individus homocéphalés femelles. — Aux pieds homocéphalés hermaphrodites, font pendant les pieds homocéphalés femelles, caractérisés par des capitules homogènes à fleurs rigoureusement femelles au point de vue biologique, c'est-à-dire dont l'androcée a cessé d'être fonctionnel ou est complètement absent.

De cette définition, il ressort que les pieds femelles peuvent être de plusieurs sortes, suivant l'état morphologique de l'androcée. Si tous les capitules sont constitués par des fleurs dont l'androcée est formé par des étamines petites, insertes, jaunes, indéhiscentes, renfermant, au moment de l'anthèse, un pollen à grains irréguliers, bosselés ou déformés; ou si l'androcée de l'ensemble des fleurs des capitules est constitué par des lamelles minces et jaunes, plus réduites encore, ne renfermant plus trace de pollen; ou si dans l'ensemble des fleurs d'un individu on ne trouve plus trace d'appareil mâle; ou si on ne retrouve seulement que ses vestiges, des rudiments de filet par exemple, nous sommes en présence d'individus unisexués femelles.

Nous avons encore affaire à des pieds homocéphalés femelles, toutes les fois que les fleurs d'un individu comprennent un androcée formé d'étamines qui sont aux premiers stades d'avortement caractérisés par la régression de leur filet ou de leurs anthères, ou de ces deux éléments à la fois : stades que nous avons appris à connaître dans un chapitre précédent (p. 25).

Il est encore une catégorie de pieds femelles tout à fait particulière, dont l'état sexuel exact ne nous est pas révélé par l'examen morphologique seul : c'est la catégorie d'individus qui porte des fleurs dont les étamines, sous des apparences morphologiques normales, cachent les premiers stades réductionnels (grains de pollen comprimés en biscuit, assise mécanique incomplètement développée). — Nous savons que l'examen histologique seul (p. 27), peut nous dire si tel ou tel individu est à placer parmi les pieds hermaphrodites ou parmi les pieds femelles.

Nous faisons remarquer, dès maintenant, que la très grande majorité des pieds homocéphalés et unisexués femelles, comprend des fleurs dont l'androcée est formé d'étamines courtes (1 à 1,5 mm.) de long : donc insertes. Les anthères se placent toujours dans le prolongement de leur filet également réduit (1 à 2 mm. de long). Elles se présentent sous forme de lamelles jaunâtres, minces et indéhiscentes, ces conditions morphologiques donnent un aspect tout à fait particulier à ces pieds unisexués. — Au contraire, les pieds homocéphalés femelles, dont l'androcée de l'ensemble des fleurs est formé par des étamines appartenant à l'un ou à l'autre des stades réductionnels moins avancés (stades à filets ou anthères peu atteints), sont de beaucoup les moins fréquents. Nous ne les avons que très rarement rencontrés dans la nature; et encore, toutes les fois que les circonstances permettaient une observation continue, nous avons vu apparaître sur de tels pieds des fleurs dont l'androcée était d'un type différent : en général, plus avorté encore. — Par le fait même, cette catégorie d'individus sort des limites assignées à ce sous-chapitre, puisque dans ce cas nous sommes en présence d'individus femelles hétérocéphalés.

Quelle est la composition florale de l'ensemble des capitules d'un individu femelle donné à différents moments de son époque de floraison.

Pour connaître l'état sexuel d'un individu homocéphalé femelle au cours d'une période de floraison, nous avons soumis à un examen régulier l'ensemble des 48 individus femelles vivant sur les plates-bandes d'essai du Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg. Ces individus ont été examinés à des intervalles rapprochés, non seulement au cours de la saison 1935, mais encore pendant celle de 1936. Le tableau ci-dessous contient les résultats obtenus en 1935.

Nota. — Les traits horizontaux signifient que les capitules de l'individu en question n'étaient pas encore épanouis ou qu'ils étaient déjà flétris.

Étude de la sexualité des pieds ♀ *de* Knautia silvatica *en fonction du temps*

Numéros des individus	Dates des observations							Numéros des individus	Dates des observations						
	21 juin	24 juin	29 juin	5 juillet	18 juillet	1er août	17 août		21 juin	24 juin	29 juin	5 juillet	18 juillet	1er août	17 août
8	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	85	—	—	♀	♀	♀	♀	—
9	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	86	♀	♀	♀	♀	♀	♀	—
10	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	87	—	♀	♀	♀	♀	♀	—
11	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	88	—	—	♀	♀	♀	♀	—
12	—	♀	♀	♀	♀	♀	—	89	♀	♀	♀	♀	♀	♀	—
13	—	♀	♀	♀	♀	♀	—	90	♀	♀	♀	♀	♀	—	—
16	—	♀	♀	♀	♀	♀	—	91	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀
17	—	—	—	♀	♀	♀	♀	92	—	—	—	♀	♀	♀	—
18	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	94	—	—	♀	♀	♀	♀	—
19	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	95	♀	♀	—	♀	♀	♀	—
20	—	—	—	♀	♀	♀	♀	96	—	—	♀	♀	♀	♀	—
21	—	—	—	♀	♀	♀	♀	97	—	—	♀	♀	♀	♀	—
22	—	—	♀	♀	♀	♀	♀	98	—	—	♀	♀	♀	♀	—
23	♀	♀	♀	♀	—	♀	♀	99	—	—	—	♀	♀	♀	—
70	—	♀	♀	♀	♀	—	—	100	—	—	♀	♀	♀	♀	—
71	—	♀	♀	♀	—	—	—	106	—	♀	♀	♀	♀	♀	♀
72	♀	♀	♀	♀	♀	—	—	107	—	♀	♀	♀	♀	♀	♀
73	♀	♀	♀	♀	♀	♀	—	108	—	—	—	♀	♀	♀	♀
74	—	—	—	♀	♀	♀	—	110	—	—	♀	♀	♀	♀	♀
75	—	—	♀	♀	♀	♀	—	111	—	—	♀	♀	♀	♀	—
76	—	—	♀	♀	♀	♀	—	112	—	—	♀	♀	♀	♀	—
81	♀	♀	♀	♀	♀	♀	—	113	—	—	♀	♀	♀	♀	—
82	—	—	♀	♀	♀	—	—	114	—	—	♀	♀	♀	♀	♀
83	—	—	—	♀	♀	♀	—	117	♀	♀	♀	♀	♀	—	♀
84	—	—	♀	♀	♀	♀	—								

Des examens semblables à ceux de 1935 ont été effectués, en 1936, sur ces mêmes

individus et avec les mêmes résultats : à savoir que chacun des 48 individus homocéphalés femelles de *Knautia silvatica* maintient invariable son état sexuel femelle, non seulement au cours d'une époque de floraison, mais encore d'une année à l'autre. — Les individus : 8, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22 et 23 ayant fleuri dès 1933 ont pu être observés pendant quatre années successives : or, au cours de chacune de ces quatre époques de floraison, ces pieds n'ont révélé que des fleurs rigoureusement unisexuées femelles.

Dans le même but nous avons suivi, de 1933 à 1936, trois pieds homocéphalés femelles de *Knautia arvensis*. Ces individus se trouvent sur la Colline de Wangen. A chaque examen effectué pendant la floraison (de mai à fin juin), ces individus n'étaient porteurs que de fleurs rigoureusement femelles.

Cette invariabilité de l'état sexuel des individus femelles tranche nettement avec l'état sexuel éminemment variable des individus gynomonoïques (p. 51). Les premiers sont arrivés à un état unisexué définitif après avoir traversé la série des états gynomonoïques. Il serait donc déjà permis de présumer, *a priori*, que du moment où l'état terminal femelle est atteint, la plante doit avoir trouvé son équilibre sexuel et que son état, ainsi acquis après une longue évolution, se maintient invariable dans le temps.

Individus hétérocéphalés

Un individu hétérocéphalé porte des fleurs des deux sexes : hermaphrodites et femelles : les fleurs femelles pouvant être aux divers stades d'avortement. Nous basant sur la définition de Darwin (1878, **37**, p. 13), qui appelle gynomonoïque un individu portant à la fois des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles, nous pouvons dire qu'un individu hétérocéphalé est toujours gynomonoïque. — L'étude des individus hétérocéphalés se ramène donc à l'étude des individus gynomonoïques.

Nous complétons cette définition de la gynomonœcie en y adjoignant la *notion de temps*. Il n'est pas nécessaire que l'individu porte les deux sortes de fleurs continuellement durant toute l'époque de la floraison; il peut les produire successivement; de sorte qu'un individu gynomonoïque peut paraître à certains moments hermaphrodite, à d'autres moments femelle.

Nous sommes donc en présence de trois sortes d'individus : individus hermaphrodites homocéphalés, individus femelles homocéphalés et individus gynomonoïques hétérocéphalés.

Étude des individus gynomonoïques

Si nous nous reportons au tableau de la page 35, nous verrons que des capitules, pris au hasard sur différents pieds gynomonoïques, présentent une composition florale extrêmement variée : cette composition varie d'un pied à l'autre. Pour avoir une connaissance plus approfondie de la sexualité des individus gynomonoïques, différents points méritent d'être envisagés de plus près : 1° Quelle est la composition florale de tous les capitules qu'un individu gynomonoïque donné porte à un moment donné? 2° Quelle est la composition florale de tous les capitules d'un individu gynomonoïque donné, aux différentes époques de sa floraison?

Quelle est la composition florale de l'ensemble des capitules qu'un individu gynomonoïque porte à un moment donné.

Nous nous adresserons à des individus gynomonoïques pris au hasard, et nous procèderons à l'analyse de chacun des capitules qu'il porte à ce moment. — L'espèce prise comme type d'étude est *Knautia silvatica* : le pied numéro 80 de nos plates-bandes d'essai, qui correspond à un individu gynomonoïque de *Knautia silvatica* était porteur, le 6 juillet 1935, de neuf capitules dont la composition florale était la suivante :

Numéros	Fleurs hermaphrodites				Fleurs femelles		Nombre total des fleurs par capitule
	homostaminées		hétérostaminées				
	Nombre absolu	en %	Nombre absolu	en %	Nombre absolu	en %	
1	13	27,–	17	35,4	19	39,5	49
2	7	21,8	5	15,6	20	62,5	32
3	12	37,5	13	40,6	7	21,8	32
4	30	66,6	10	2,2	5	11,1	45
5	9	21,4	12	28,5	21	50,–	42
6	17	50,–	4	11,7	13	38,2	34
7	3	9,–	14	42,4	16	48,4	33
8	4	11,7	19	55,8	11	32,3	34
9	7	20,–	16	45,7	12	34,2	35

Le 27 juillet l'individu numéro 77 appartenant à la même espèce *Knautia silvatica*, portait un ensemble de vingt capitules dont la composition florale est résumée dans le tableau ci-après :

TABLEAU

Numéros	Fleurs hermaphrodites				Fleurs femelles		Nombre total des fleurs par capitule
	homostaminées		hétérostaminées				
	Nombre absolu	en %	Nombre absolu	en %	Nombre absolu	en %	
1	27	100,–	0	0	0	0	27
2	9	36,–	8	32,–	8	32,–	25
3	30	100,–	0	0	0	0	30
4	17	85,–	3	15,–	0	0	20
5	17	100,–	0	0	0	0	17
6	13	56,5	8	34,7	2	8,6	23
7	18	100,–	0	0	0	0	18
8	15	93,7	1	6,2	0	0	16
9	18	100,–	0	0	0	0	18
10	22	100,–	0	0	0	0	22
11	27	100,–	0	0	0	0	27
12	30	100,–	8	26,6	8	26,6	30
13	30	100,–	0	0	0	0	30
14	17	85,–	3	15,–	0	0	20
15	17	100,–	0	0	0	0	17
16	13	56,5	8	34,7	2	8,6	23
17	18	100,–	0	0	0	0	18
18	15	93,7	1	6,2	0	0	16
19	22	100,–	0	0	0	0	22
20	18	100,–	0	0	0	0	18

De même l'individu, numéro 93 appartenant également à l'espèce *Knautia silvatica*, portait le 6 juillet dix capitules qui étaient composés de la façon suivante :

Numéros	Fleurs hermaphrodites				Fleurs femelles		Nombre total des fleurs par capitule
	homostaminées		hétérostaminées				
	Nombre absolu	en %	Nombre absolu	en %	Nombre absolu	en %	
1	3	6,8	9	20,4	32	72,7	44
2	5	11,6	13	30,2	25	58,1	43
3	18	43,9	27	65,8	6	14,6	41
4	14	26,4	22	41,5	17	32,–	53
5	30	53,5	14	25,–	12	21,4	56
6	46	76,6	12	20,–	2	33,3	60
7	5	14,7	9	26,4	20	58,8	34
8	1	2,2	8	17,7	36	80,–	45
9	0	0	0	0	60	100,–	60
10	0	0	9	20,4	35	79,5	44

Enfin, le pied de *Knautia silvatica* numéro 104 portait, le 23 juillet, un ensemble de capitules dont la composition florale est analysée dans le tableau ci-dessous :

Numéros	Fleurs hermaphrodites				Fleurs femelles		Nombre total des fleurs par capitule
	homostaminées		hétérostaminées				
	Nombre absolu	en %	Nombre absolu	en %	Nombre absolu	en %	
1	38	100	0	0	0	0	38
2	13	76,4	3	17,6	1	5,8	17
3	31	100	0	0	0	0	31
4	29	100	0	0	0	0	29
5	28	96,5	0	0	1	3,4	29
6	33	100	0	0	0	0	33
7	28	100	0	0	0	0	28
8	24	85,7	2	7,1	2	7,1	28
9	9	47,3	10	52,6	0	0	19
10	53	98,1	1	1,8	0	0	54
11	30	100	0	0	0	0	30
12	32	100	0	0	0	0	32
13	22	100	0	0	0	0	22
14	38	100	0	0	0	0	38

Si on compare les résultats consignés dans les quatre tableaux analytiques précédents, on se rend compte aussitôt de l'extrême variabilité qui règne dans la composition florale des capitules d'un individu gynomonoïque. Toutefois, les individus numéros 77 et 104 d'une part, ainsi que les individus numéros 93 et 80 d'autre part, ont des traits de parenté. Chez les deux premiers — nous voyons que le degré de gynomonœcie est faible; en effet, les fleurs hermaphrodites et hétérostaminées ainsi que les fleurs unisexuées femelles sont peu nombreuses; elles font même complètement défaut dans bon nombre de capitules. Ce sont donc des pieds gynomonoïques où le caractère hermaphrodite est encore dominant; ces individus ont peu évolué vers l'unisexualité; ils sont encore tout près du stade initial de départ : la monoclinie. — Chez les individus numéros 93 et 80 nous voyons, au contraire, que la grande majorité des capitules renferment les trois catégories de fleurs; il n'y a, en effet, que deux capitules sur dix-neuf qui font exception, et encore dans ces deux cas (numéros 9 et 10 du tableau, p. 48) ce sont, dans l'un (n° 10) les fleurs hermaphrodites homostaminées qui font défaut, et dans l'autre, à la fois les fleurs hermaphrodites homostaminées et les fleurs hermaphrodites hétérostaminées; *le capitule 9 est donc rigoureusement unisexué femelle.* — Il en résulte, que les deux individus nos 80 et 93, contrairement aux deux précédents, sont franchement engagés dans la voie qui mène à l'unisexualité femelle; les stades de transition (fleurs hermaphrodites hétérostaminées) dominent sur le stade hermaphrodite initial; le stade terminal femelle n'est pas encore atteint, sauf pour le capitule 9.

Par conséquent, l'analyse de l'ensemble des capitules portés à un moment donné par un individu gynomonoïque permettrait de connaître à quel échelon évolutif cet individu est arrivé. Nous entrevoyons donc pour les individus gynomonoïques un schéma évolutif semblable à celui que nous avons établi antérieurement (p. 33) pour les capitules gynomonoïques. En effet, comme pour les capitules, tous les échelons intermédiaires doivent exister entre un pied hermaphrodite et un pied femelle. — L'étude précédente nous a permis de mettre en évidence au moins deux de ces stades intermédiaires : 1° un stade où l'hermaphrodisme est peu atteint et, par conséquent, doit se ranger tout près de la forme hermaphrodite. — 2° un stade qui se trouve en pleine transformation : l'état hermaphrodite initial est fortement ébranlé, l'état final femelle n'est guère encore atteint; il y a présence d'un grand nombre de fleurs intermédiaires, c'est-à-dire hermaphrodites hétérostaminées. — 3° un stade caractérisé par la prédominance des capitules à fleurs femelles par rapport aux capitules hermaphrodites, a été remarqué également par nous; mais ici l'analyse de la composition florale n'a pas pu être faite de façon très précise.

En effet, si nous considérons les individus de *Knautia silvatica* portant les numéros 105 et 109, nous constatons les faits suivants. Ces deux pieds étudiés au début des mois de juillet 1935 et 1936 étaient porteurs, à ce moment, de deux sortes de fleurs : des fleurs hermaphrodites hétérostaminées et des fleurs unisexuées femelles. Mais, chose remarquable, ces deux catégories de fleurs étaient d'importance très inégale au point de vue quantitatif : les fleurs femelles prédominaient de beaucoup sur les fleurs hermaphrodites hétérostaminées. Il s'agit donc là d'une catégorie de pieds gynomonoïques déjà très évoluée vers l'unisexualité; le stade final étant déjà atteint pour la grande majorité des fleurs.

Il semble donc logique d'établir une division dans la catégorie si complexe des individus gynomonoïques : distinction qui doit se baser sur l'état évolutif plus ou moins accentué vers l'unisexualité. Tenant compte de ces considérations, il nous est facile de distinguer, entre la catégorie des pieds hermaphrodites et celle des pieds unisexués femelles, un bloc intermédiaire formé par les individus gynomonoïques : bloc à l'intérieur duquel nous établirons une filiation reliant les états sexuels extrêmes. Entre les pieds hermaphrodites d'une part et les pieds femelles d'autre part, trois stades principaux semblent devoir être considérés; stades qu'il conviendra de subdiviser ultérieurement quand, au lieu d'examiner ces pieds à un moment donné de leur époque de floraison, nous étudierons leur sexualité en fonction du temps (p. 51).

Nous avons représenté cette filiation probable dans le schéma ci-contre :

Pieds hermaphrodites.

↓

1°) Pieds gynomonoïques avec prédominance de fleurs hermaphrodites homostaminées sur les fleurs hermaphrodites hétérostaminées; fleurs femelles peu nombreuses ou absentes.

↓

Pieds gynomonoïques

2°) Pieds gynomonoïques caractérisés par la présence de trois sortes de fleurs en quantité à peu près égale (fleurs hermaphrodites homostaminées, fleurs hermaphrodites hétérostaminées et fleurs femelles).

↓

3°) Pieds gynomonoïques caractérisés par la prédominance des fleurs unisexuées femelles sur les fleurs hermaphrodites hétérostaminées; fleurs hermaphrodites homostaminées peu nombreuses ou absentes.

↓

Pieds unisexués femelles.

Quelle est la composition florale de tous les capitules d'un individu gynomonoïque donné, aux différentes époques de sa floraison.

Le chapitre précédent, ainsi que ce qui est dit à la page 35, nous a appris jusqu'à quel degré l'ensemble des capitules d'un individu gynomonoïque, *pris au hasard* et à un *moment quelconque* de son époque de floraison, peuvent varier dans leur composition florale. Pour serrer le problème de plus près, et pour connaître davantage la sexualité des individus gynomonoïques, nous nous adresserons à un *individu connu* et nous procèderons, à *différents moments de son époque de floraison*, à l'analyse de la composition florale de l'ensemble de ses capitules. Cette étude de la sexualité en fonction du temps a été faite sur *Knautia silvatica* et *Knautia arvensis*.

Knautia silvatica. — Nous procèderons d'abord à l'étude des pieds gynomonoïques de *Knautia silvatica*. Les akènes mûrs de cette espèce ont été cueillis au mois de septembre 1931, sur des individus encore en fleurs se trouvant le long des chemins et sentiers forestiers menant au ballon de Guebwiller. Ces akènes furent aussitôt répartis en deux lots : le premier comprenait les akènes provenant de pieds qui portaient, *à ce moment*, des capitules épanouis à fleurs toutes hermaphrodites homostaminées; le second groupait les akènes provenant de pieds ne portant, à ce moment, que des capitules à fleurs toutes unisexuées femelles. — Ces deux lots d'akènes ont été semés au printemps 1932; ils ont donné des plantes qui fleurissaient pour la première fois au mois de juin 1933. Cette culture, qui fut le point de départ d'une culture pédigrée, fut entreprise en vue de l'établissement des lois régissant la descendance des deux états sexuels, hermaphrodite et femelle, de cette espèce gynodimorphe (p. 192). — Dès 1935, le nombre des pieds de *Knautia silvatica* s'élevant à cent dix-sept, nous avons procédé d'une façon méthodique à l'étude de la sexualité de ces différents individus. A diverses époques de la période de floraison (du 21 juin au 17 août), *tous*

les capitules épanouis des différents individus ont été analysés dans le but de connaître leur composition florale.

Les tableaux suivants (p. 53 à 56), ne comprennent, dans leurs rubriques, que les résultats fournis par les examens de 1935. Ceux de 1936 sont consignés dans la colonne des observations, où nous avons également réuni toutes les autres particularités susceptibles de contribuer à la connaissance des pieds gynomonoïques de *Knautia silvatica* : tels le degré de la gynomonœcie, l'état des anthères, etc... Beaucoup de pieds n'étant pas encore en fleur aux dates de nos examens, ou ayant déjà défleuri, *leurs places respectives sont occupées par des traits courts horizontaux.*

Ce qui est très frappant quand on parcourt, même rapidement, ce tableau analytique, c'est de voir que, pour la très grande majorité des individus, le caractère gynomonoïque ne se manifeste pas d'une façon continue. Il est en effet peu fréquent de rencontrer un pied de *Knautia silvatica* qui se montre gynomonoïque du début jusqu'à la fin de sa période de floraison. Sur les cinquante-neuf pieds gynomonoïques, vivant sur notre terrain d'expérience, il n'y a que l'individu 80 qui s'est révélé gynomonoïque à chacun des quatre examens auxquels nous l'avons soumis. En effet, du début de sa floraison (24 juin), jusqu'au moment où les dernières corolles tombaient (1er août), l'individu numéro 80 était porteur de fleurs hermaphrodites normales, de fleurs hermaphrodites hétérostaminées et de fleurs femelles. De plus, et nous le savons déjà (p. 49), il s'agit là d'une gynomonœcie assez évoluée : certains capitules portant un ensemble de cinquante fleurs, comptaient jusqu'à vingt fleurs femelles.

Pour le plus grand nombre des pieds gynomonoïques étudiés, on peut se rendre compte que le *caractère gynomonoïque est le plus souvent discontinu,* caché par un hermaphrodisme qui le domine et qui ne laisse apparaître que de temps en temps, souvent même assez rarement, le véritable caractère sexuel du pied. Ainsi, le pied 1 s'est révélé hermaphrodite à six examens successifs compris entre le 21 juin et le 1er août, et ce n'est qu'au dernier examen, effectué le 17 août, qu'il s'est révélé gynomonoïque. Encore, à ce moment, n'y avait-il qu'un capitule sur six qui portait les deux sortes de fleurs. — Un cas semblable est celui fourni par l'individu 47, où l'état hermaphrodite était manifeste du 24 juin au 1er août et où une gynomonœcie très faible s'est révélée le 1er août, vers la fin de l'époque de floraison. — Un cas plus particulier encore est celui du pied 6 : aux trois examens auxquels nous l'avons soumis en 1935, il s'est chaque fois montré hermaphrodite; ce n'est qu'en 1936, le 7 juillet, que nous l'avons vu produire des fleurs femelles.

Si cet état gynomonoïque, qui représente le caractère sexuel véritable de l'ensemble des ces pieds, n'apparaît que d'une façon *intermittente,* au point qu'un observateur non averti les prendrait d'emblée pour essentiellement hermaphrodites, il va de soi, dès maintenant, que la connaissance exacte de la sexualité d'un individu exige, non pas un seul examen, mais toute une série d'examens, s'étalant d'un bout à l'autre de la période de floraison, et de préférence pendant plusieurs années consécutives. C'est de cette façon que nous expliquons l'erreur commise par nous-même à plusieurs reprises. Ainsi, en septembre 1931, nous croyions récolter des akènes de pieds hermaphrodites, puisque à ce moment ces pieds ne montraient que des fleurs hermaphrodites. — L'étude de la descendance (p. 193) nous a montré toutefois qu'il s'agissait là de pieds gynomonoïques. De même, en 1933 et 1934, les individus 1,

Étude de la sexualité de pieds (♀☿) *de* Knautia silvatica *en fonction du temps*

Numéros des Individus	Dates des Observations							OBSERVATIONS COMPLÉMENTAIRES
	21 juin	24 juin	29 juin	4 et 5 juillet	18 juillet	1er août	17 août	
1	☿	☿	☿	☿	☿	☿	(♀☿)	1 Le 17 août 1935 un capitule sur 6 seulement était (♀ ☿). Le 26 juin 1936 sur 32 capitules, il n'y eut qu'un capitule ♀ et 2 capitules aux fleurs ☿ hétérostaminées; les 7 et 21 juillet 1936 tous les capit. sont ☿.
2	—	—	(♀☿)	☿	(♀☿)	(♀☿)	☿	2 Sur l'ensemble des 3 capitules épanouis le 18 juillet 1935 il n'y avait que 3 fleurs ♀; le 1er août, sur 15 capitules deux seulement étaient (♀ ☿); le 26 juin 1936 sur 2 capitules épanouis l'un était fortement ♀, l'autre fortement ☿; le 7 juillet les capitules étaient ☿.
3	—	—	☿	(♀☿)	☿	☿	☿	3 Le 4 juillet 1935 il y eut seulement une fleur ♀ sur l'ensemble des capitules épanouis; le 18 juillet de rares fleurs ☿ hétérostaminées. Le 7 juillet 1936, le pied a été trouvé ☿.
4	—	—	☿	(♀☿)	(♀☿)	—	(♀☿)	4 Le 4 juillet 1935 présence d'un capitule ♀ homogène, le 17 juillet, sur 5 capitules, un seul est gynomonoïque; le 23 juin 1936 tous les 23 capitules épanouis sont ☿; le 7 juillet le pied est faiblement (♀ ☿) avec forte prédominance de fleurs ☿; le 21 juillet il est ☿.
5	—	—	☿	☿	☿	(♀☿)	—	5 Le 6 juillet 1935, sur 6 capitules épanouis, 2 ont quelques fleurs hétérostaminées ☿; le 1er août un capitule sur 5 est (♀ ☿); les 26 juin et 7 juillet 1936 le pied est ☿; le 21 juillet présence de quelques fl. ☿ hétérostaminées.
6	—	—	—	☿	☿	☿	—	6 Ce pied s'est révélé (♀ ☿) le 7 juillet 1936 avec une très forte prédominance des fleurs ☿ sur les fleurs ♀.
7	☿	(♀☿)	☿	☿	(♀☿)	♀	—	7 Le 24 juin 1935 sur 6 capitules il n'y a qu'une seule fleur ♀; le 1er août un seul capitule est ♀ homogène, mais c'est un capitule pauciflore à dimensions réduites et à position latérale; le 7 juillet 1936 quelques fleurs hétérostaminées ☿.
14	—	☿	☿	☿	☿	—	—	14 Le 26 juin 1936 l'ensemble des capitules épanouis (environ 50) ne renferme que des fleurs ☿; le 7 juillet présence de quelques rares fleurs ☿ hétérostaminées; le 22 juillet un seul capitule avec prédominance de fleurs ♀.
15	—	—	(♀☿)	☿	(♀☿)	♀	—	15 Le 26 juin 1936, sur 2 capitules épanouis il y en a un (♀☿) et un ♀; le 7 juillet le pied est nettement gynomonoïque avec prédominance de fl. ☿.
24	—	—	(♀☿)	(♀☿)	(♀☿)	♀	—	24 Le 1er août 1935 présence de capitules ♀ homogènes, pauciflores à dimensions réduites; le 26 juin 1936, deux capitules sur 6 sont gynomonoïques; le 7 juillet le pied est nettement (♀ ☿) avec forte prédominance de fl. ☿.
25	—	(♀☿)	☿	☿	(♀☿)	☿	—	25 Le 29 juin 1935 présence de fleurs ☿ hétérostaminées, le 18 juillet gynomonœcie faible qui a été confirmée par 3 examens successifs.
26	—	—	☿	☿	☿	—	—	26 Le 26 juin 1936 les 4 capitules épanouis ne renfermaient que des fleurs ☿, le 7 juillet : gynomonœcie très faible : quelques rares fleurs ♀, sur 45 à 50 capitules; le 22 juillet présence de rares fleurs ☿ hétérostaminées.
27	—	—	☿	☿	☿	—	☿	27 Ce pied qui en 1935 n'a montré que des capitules à fleurs ☿ s'est révélé faiblement (♀ ☿) le 26 juin 1936.
28	—	☿	☿	☿	☿	♀	☿	28 Le 1er août 1935, on a constaté la présence d'un capitule ♀ homogène; le 26 juin 1936, de même que le 7 et le 22 juillet 1936, le pied a été reconnu ☿.
31	—	—	☿	☿	☿	—	—	31 Ce pied a été également reconnu ☿ le 7 juillet 1936; le 22 juillet il était porteur de rares fleurs ♀.
32	—	—	☿	☿	☿	—	—	32 Ce pied fut reconnu faiblement (♀ ☿) le 26 juin de même le 7 juillet 1936, il n'a révélé que des fleurs ☿ le 22 juillet 1936.

Numéros des Individus	Dates des Observations							OBSERVATIONS COMPLÉMENTAIRES
	21 juin	24 juin	29 juin	4 et 5 juillet	18 juillet	1er août	17 août	
33	—	—	♀♂	♀♂	(♀♂)	—	♂	33 Le 18 juillet 1935, on n'a vu qu'une seule fleur ♀ sur l'ensemble des fleurs épanouies; à 3 examens successifs en 1936 : 26 juin, 7 juillet et 22 juillet, ce pied s'est montré ♂.
34	—	—	—	♀♂	—	—	—	34 Aux trois examens de 1936 : ce pied s'est montré ♂ le 26 juin et le 7 juillet; le 22 juillet cependant, il montrait de rares fleurs ♀.
35	—	—	♀♂	♀♂	—	—	—	35 Ce pied a montré de rares fleurs ♀ le 22 juin 1936, alors qu'il était ♂ le 7 juillet.
36	—	—	♀♂	(♀♂)	♀♂	—	—	36 Cet individu s'est également montré ♂ le 26 juin 1936 et faiblement (♀ ♂) le 7 juillet 1936.
37	—	♀♂	♀♂	♀♂	♀♂	—	—	37 En 1936, l'individu nº 37 s'est montré faiblement (♀ ♂) aux 3 examens du 26 juin, du 7 juillet et du 22 juillet.
38	—	—	♀♂	♀♂	♀♂	—	—	38 Le 26 juin 1936, on a constaté une gynomonœcie faible.
40	—	—	♀♂	(♀♂)	(♀♂)	—	—	
41	—	—	—	♀♂	♀♂	—	—	41 Ce pied qui n'était pas encore en fleurs le 26 juin 1936, a montré le 7 juillet 1936 un gynomonœcie avec forte prédominance de fleurs ♂; le 22 juillet, on a remarqué également la présence de capitules gynomonoïques.
42	—	—	♀♂	♀♂	(♀♂)	♀♂	♀♂	42 Le 5 juillet 1935 il y avait, sur 15 capitules 1 seul avec des fleurs à anthères réduites, le 17 août, un des 6 capitules en fleurs présente des fleurs ♀ hétérostaminées, le 26 juin 1936, il y eut quelques rares fleurs ♀ sur 10 capitules.
43	—	—	—	—	♀♂	♀	—	43 Le 1er août, on a remarqué la présence d'un capitule ♀, le 7 juillet 1936, le pied était nettement (♀ ♂).
44	—	♀♂	♀♂	(♀♂)	—	—	—	44 Le 5 juillet 1935, sur les 6 capitules en fleurs, 1 seul est (♀ ♂), un autre présente des fleurs ♂ hétérostaminées; le 26 juin 1936 l'individu est (♀ ♂) avec prédominance ♂.
45	—	—	—	♀♂	♀♂	—	—	45 Le 5 juillet 1935, sur 6 capitules en fleurs, 1 seul présente des fleurs ♀ hétérostaminées; le 18 juillet 1935 on aperçoit aussi de rares fleurs hétérostaminées; le même individu s'est révélé ♀ dans les mêmes conditions en 1936.
46	—	—	♀♂	(♀♂)	♀♂	—	—	46 Le 18 juillet 1935 : présence de quelques rares fleurs ♀ hétérostaminées; le 7 juillet 1936, l'individu a été reconnu franchement (♀ ♂) quoique à prédominance de fleurs ♂.
47	—	♀♂	♀♂	♀♂	♀♂	♀♂	(♀♂)	47 Le 17 août, la gynomonœcie est très faible, de même le 26 juin 1936.

Numéros des Individus	Dates des Observations							OBSERVATIONS COMPLÉMENTAIRES
	21 juin	24 juin	29 juin	4 et 5 juillet	18 juillet	1er août	17 août	
48	—	—	—	♀	♀	(♀♀)	—	48 Le 1er août 1935 la gynomonœcie est provoquée par l'existence d'un capitule ♀ homogène pauciflore; le 7 juillet 1936, ce même pied a été reconnu faiblement (♀ ♀).
50	—	—	—	♀	—	—	—	50 Ce pied qui n'a pu être examiné qu'une seule fois en 1935 s'est révélé (♀♀) en 1936, à savoir : le 26 juin 1936, on a remarqué 1 capitule ♀ sur 4 capitules en fleurs; le 7 juillet aussi il a été reconnu (♀ ♀).
51	—	—	(♀♀)	♀	♀	—	—	51 Le 29 juin 1935 un capitule seulement est (♀ ♀); le 7 juillet 1936, le pied a été également reconnu (♀ ♀) quoique faiblement.
52	—	—	♀	♀	♀	—	—	52 Le 7 juillet 1936, ce même individu fut reconnu (♀ ♀) à forte prédominance de fleurs ♀.
56	—	—	—	♀	♀	—	—	56 Reconnu ♀ à 2 examens en 1935, cet individu a été reconnu ♀ le 7 juillet 1936 et faiblement (♀ ♀), le 22 juillet 1936 grâce à l'existence de rares fleurs ♀.
58	—	♀	♀	♀	♀	—	(♀♀)	58 En 1935, ce pied était porteur de quelques fleurs à anthères dépigmentées, mais de dimensions normales, la gynomonœcie a également été trouvée le 26 juin et le 7 juillet 1936, gynomonœcie d'ailleurs très faible.
59	—	—	♀	♀	♀	—	♀	59 En 1935 comme en 1936 ce pied était porteur de fleurs ♀ hétérostaminées; le 7 juillet 1936 on put constater la présence d'un capitule ♀ homogène et pauciflore.
60	—	♀	♀	(♀♀)	—	—	—	60 Le 4 juillet 1935 un des capitules se montre fortement (♀ ♀); le 26 juin 1936 il y eut un capitule ♀ sur 20 capitules ♀; le 7 juillet on constate également une gynomonœcie faible.
61	—	—	♀	♀	♀	(♀♀)	—	61 Le 1er août 1935 un des 2 capitules épanouis est ♀ homogène et pauciflore (16 fleurs); en 1936 on remarqua la présence de fleurs ♀ hétérostaminées.
63	—	—	♀	♀	♀	—	—	63 Ce pied, qui a été reconnu ♀ à 3 examens successifs en 1935, portait le 26 juin 1936 12 capitules avec quelques rares fleurs ♀; il est donc (♀ ♀). Une observation semblable fut faite le 7 juillet 1936.
64	—	—	—	—	♀	(♀♀)	—	64 Ce pied a été reconnu (♀♀) en 1936; gynomonœcie d'ailleurs faible.
65	—	—	♀	(♀♀)	—	♀	(♀♀)	65 En 1936, les 26 juin et 7 juillet ce pied a été reconnu (♀ ♀); le 26 juin sur 3 capitules on avait un capitule terminal fortement (♀ ♀) et 2 latéraux très faiblement (♀ ♀).
66	—	—	♀	♀	♀	—	—	66 En 1936 ce pied fut reconnu ♀ les 26 juin et 7 juillet; le 22 juillet on remarqua la présence d'un capitule latéral pauciflore à fleurs unisexuées femelles.
67	—	—	—	(♀♀)	♀	—	—	67 Le 18 août 1935 présence de fleurs ♀ hétérostaminées; le 22 juillet 1936 on remarqua également la présence de telles fleurs; le 7 juillet 1936 le pied s'est montré (♀ ♀).

Numéros des Individus	Dates des Observations							OBSERVATIONS COMPLÉMENTAIRES
	21 juin	24 juin	29 juin	4 et 5 juillet	18 juillet	1er août	17 août	
68	—	—	☿	☿	—	—	—	68 Les 29 juin et 4 juillet 1935 le pied était porteur de fleurs ☿ hétérostaminées; il fut reconnu faiblement (♀ ☿) les 7 et 22 juillet.
69	—	—	—	☿	☿	—	☿	69 Le 7 juillet 1936 ce pied était porteur de 25 à 30 capitules tous ☿; le 22 juillet de très rares fleurs ♀ purent être observées.
77		—	(♀☿)	☿	☿	—	—	77 Le 18 juillet 1935, présence de fleurs ☿ hétérostaminées; le 27 juillet le pied est franchement (♀ ☿) : sur 6 capitules, 2 portent des fleurs ♀. En 1936 on remarqua la présence de fleurs ☿ hétérostaminées.
78	—	—	☿	☿	☿	—	—	78 Le 7 juillet 1936 ce pied fut reconnu faiblement (♀ ☿).
79	☿	☿	☿	☿	☿	☿	☿	79 Reconnu ☿ à 7 examens successifs en 1935, ce même pied portait également le 26 juin 1936 25 capitules à fleurs toutes ☿, le 7 juillet on remarqua une gynomonœcie faible.
80		(♀☿)	(♀☿)	(♀☿)	(♀☿)	—	—	80 Ce pied présente un état sexuel différent des autres : la gynomonœcie comprend en effet 3 catégories de fleurs, elle n'est pas à prédominance hermaphrodite.
93	—	—	(♀☿)	(♀☿)	☿	♀	—	93 C'est également un état sexuel voisin du précédent; le 7 juillet 1936 la grande majorité des fleurs est rigoureusement ♀, les fleurs à étamines normales sont rares, le 22 juillet ce pourcentage était inversé.
101	—	—	♀	(♀☿)	(♀☿)	(♀☿)	—	101 Le 26 juin 1936 présence de 2 capitules ♀ homogènes; le 7 juillet le pied est (♀ ☿) avec prédominance de fleurs ☿ hétérostaminées.
102	—	—	☿	(♀☿)	(♀☿)	☿	(♀☿)	102 Le 5 juillet 1935 sur 6 capitules un seul est (♀ ☿), le 18 juillet gynomonœcie faible, de même les 26 juin et 7 juillet 1936 avec prédominance de fleurs ☿.
103	—	—	☿	☿	☿	—	☿	103 Le 7 juillet 1936 l'individu a été reconnu (♀ ☿), le nombre des fleurs ☿ dominant de beaucoup celui des fleurs ♀.
104	—	—	—	(♀☿)	(♀☿)	☿	(♀☿)	104 La gynomonœcie est à prédominance de fleurs ☿ sur les fleurs ♀ et cela en 1936 comme en 1935.
105		—	♀	♀	♀	(♀☿)	—	105 Le pied est (♀ ☿) avec forte prédominance des fleurs ♀ sur les fleurs ☿; ce fait fut également vérifié en 1936 où les 26 juin et 7 juillet le pied n'était porteur que de fleurs ♀.
109		—	♀	(♀☿)	(♀☿)	(♀☿)	—	109 Le pied nº 109 comme celui nº 105 est gynomonoïque avec prédominance des fleurs ♀; le 26 juin 1936 il ne portait que des fleurs ♀, le 7 juillet il portait un mélange de fleurs ☿ et ♀, mais ces dernières prédominaient.
115		—	(♀☿)	☿	☿	(♀☿)	—	115 Le 1er août 1935 sur 10 capitules on n'a trouvé qu'une seule fleur ♀; le 26 juin 1936 un capitule sur 5 portait de rares fleurs ♀, donc gynomonœcie faible.
116		(♀☿)	☿	☿	(♀☿)	(♀☿)	—	116 Ce pied est caractérisé par beaucoup de fleurs ☿ hétérostaminées et par l'apparition de quelques rares fleurs unisexuées ♀; c'est encore une gynomonœcie avec prédominance de l'état ☿.

2, 3, 4, 5 et 6, n'ayant pas été étudiés méthodiquement, se sont montrés porteurs de fleurs uniquement hermaphrodites.

Quoi qu'il en soit de cette manifestation intermittente du caractère sexuel véritable de ces individus gynomonoïques, il existe néanmoins certains indices qui permettent, même en l'absence de fleurs femelles, de mettre en doute l'intégrité de l'hermaphrodisme. Nous voulons parler des fleurs hermaphrodites hétérostaminées. Ainsi, si nous considérons les états sexuels successifs du pied 58, nous voyons qu'en 1935, il ne s'est montré gynomonoïque que le 17 août; mais, chose capitale, le 4 août déjà, ce même individu possédait des étamines à filets légèrement réduits et dont les anthères, de dimensions normales, avaient perdu leur anthocyane. Tel est encore le cas du pied 3 qui a été reconnu hermaphrodite quatre fois sur cinq; mais, le 18 juillet, nous avions remarqué la présence de quelques rares fleurs hermaphrodites hétérostaminées. Un cas semblable est encore celui du pied 5, où des fleurs hétérostaminées ont été observées le 6 et le 18 juillet, des fleurs femelles, c'est-à-dire la gynomonœcie, seulement le 1er août. — Cette présence de fleurs hétérostaminées, état d'ailleurs incompatible avec un hermaphrodisme intégral (p. 28), annonce infailliblement une gynomonœcie encore latente. — Tel est encore le cas pour le pied 25, le 29 juin, et pour le pied 30, le 18 juillet.

Un état particulièrement intéressant, et qui vient confirmer ce qui précède, est celui de l'individu 41. Deux fois de suite, ce pied, ne fleurissant pas très longtemps, a été trouvé hermaphrodite; mais, chaque fois, on a pu se rendre compte, par la présence de fleurs hermaphrodites hétérostaminées, qu'il s'agissait d'un individu à hermaphrodisme atteint. Or, l'individu cessant de fleurir le 1er août, les examens, au cours desquels nous n'avions pas trouvé de fleur unisexuée femelle, ont dû être suspendus. En 1936, à deux examens successifs effectués le 7 juillet et le 22 juillet, ce même pied s'est montré porteur de fleurs femelles, il est donc gynomonoïque. — La coexistence de fleurs hermaphrodites hétérostaminées et de fleurs unisexuées femelles, se rencontre aussi chez les individus 42, 44, 46, 25, 30, 5, 3, 58, 67, 77, 93, 109 et 116, de sorte que si, à un moment ou à un autre, ces individus étaient dépourvus de fleurs unisexuées femelles, ils devraient être suspectés de gynomonœcie latente.

Une autre particularité de cette catégorie d'individus ne montrant leur caractère sexuel véritable que d'une façon intermittente, est le degré peu prononcé de cette gynomonœcie. Ainsi, en particulier, l'examen des individus 47 et 51 nous permet de constater que la gynomonœcie, au moment où elle se montre, est très peu accentuée : le 26 juin 1936, le pied 47 était porteur d'environ trente capitules; or, sur cet ensemble trois seulement étaient gynomonoïques et encore ne renfermaient-ils qu'un nombre peu élevé de fleurs femelles. — Le pied 51 s'est comporté d'une façon analogue. — L'individu 4, qui a été trouvé gynomonoïque le 17 juillet, n'avait de gynomonoïque qu'un seul capitule, sur un ensemble de 5 capitules épanouis à ce moment. — Le 17 août, le pied 1 présentait un ensemble de six capitules dont un seulement était gynomonoïque. — Ce même rapport se retrouve le 5 juillet pour l'individu 44. — Pour l'individu 60, ce rapport est de un à dix, le 5 juillet. — Pour le pied 2, on a trouvé deux capitules gynomonoïques sur un ensemble de quinze capitules éclos à ce moment. Une seule fleur femelle a pu être observée dans l'ensemble des capitules épanouis le 4 juillet; de même le 18 juillet pour le pied 33. — L'individu 7 a montré,

le 24 juin, une fleur femelle sur l'ensemble des fleurs portées par six capitules. Enfin, l'individu 115 n'a révélé, le 1er août, qu'une fleur femelle sur un ensemble de dix capitules épanouis. — Le degré de gynomonœcie est donc peu prononcé pour l'ensemble de ces pieds, qui viennent se ranger dans le groupe 1 du schéma de la page 51. Ce sont donc des pieds peu évolués dans le sens de l'unisexualité, et encore très voisins du point de départ hermaphrodite.

Du fait que cette catégorie s'est révélée particulièrement riche en individus, il ne faut pas conclure que les choses se passent de même dans la nature : les akènes que nous avons utilisés provenant d'un nombre assez restreint de pieds.

Donc, à côté d'une catégorie de pieds où le caractère gynomonoïque se manifeste d'une façon continue et ininterrompue, du début jusqu'à la fin de l'époque de floraison, nous en voyons une autre où la gynomonœcie apparaît d'une façon irrégulière et imprévue à des moments variés de l'époque de floraison, pour prendre la place d'un hermaphrodisme intact, ou déjà atteint (fleurs hermaphrodites hétérostaminées) par les processus de réduction. Un examen très soigneux est nécessaire pour mettre en évidence cet état sexuel peu accentué qui, par le fait même, risque souvent de passer inaperçu.

Notre tableau analytique nous révèle aussi l'existence de la troisième catégorie de pieds gynomonoïques (p. 51), peu riche numériquement par rapport à la précédente. — Si nous considérons les individus 101, 105 et 109, nous voyons que leur état sexuel gynomonoïque se présente suivant une modalité bien particulière. Ainsi, au début de son époque de floraison, l'individu 101 montre des capitules homogènes ne portant que des fleurs unisexuées femelles : les étamines étant à un degré de réduction très prononcée. Tel est l'état de choses le 29 juin 1935, et le 26 juin 1936. A partir du début du mois de juillet, l'individu, rigoureusement unisexué, devient gynomonoïque; mais il s'agit là d'une gynomonœcie où les fleurs femelles dominent de beaucoup sur les fleurs hermaphrodites hétérostaminées et les fleurs hermaphrodites homostaminées. Tel fut l'état de choses le 5, le 7 et le 18 juillet 1936. Le 2 août, un capitule prélevé sur ce même individu montrait, sur un ensemble de 31 fleurs, cinq fleurs hermaphrodites homostaminées, sept fleurs hermaphrodites hétérostaminées et dix-neuf fleurs unisexuées femelles. — Cependant, si on ne considère plus un seul capitule pris isolément, mais l'ensemble des capitules portés par le pied à ce moment, on remarque que le résultat change : dès le 24 juillet 1936, ce pied était caractérisé par une très forte prédominance des fleurs hermaphrodites homostaminées sur les fleurs hermaphrodites hétérostaminées ou unisexuées femelles. — Nous avons constaté que le pourcentage des fleurs à deux sexes augmentait avec le temps de floraison.

L'individu 105 se comporte d'une façon analogue : au début de l'époque de floraison, c'est-à-dire le 26 juin 1936, le 29 juin 1935, le 5 juillet 1935 et le 7 juillet 1936, ce pied ne portait que des capitules femelles homogènes à étamines très réduites; dès le 11 juillet 1935, on peut caractériser l'état gynomonoïque qui s'est maintenu jusqu'au déclin de la floraison (2 août 1935) : date à laquelle apparut une forte prédominance des fleurs hermaphrodites homostaminées sur les fleurs femelles homostaminées.

En ce qui concerne les états sexuels successifs de l'individu 109, nous avons remarqué les faits suivants : le 26 juin 1936, ce pied portait quatre capitules qui

étaient tous à fleurs rigoureusement unisexuées femelles; le 29 juin 1935, ce même pied ne portait que deux capitules également unisexués femelles. Dès le 5 juillet, il y eut apparition de fleurs hermaphrodites hétérostaminées, de sorte que l'état femelle faisait place à un état gynomonoïque très peu accentué, caractérisé par une forte prédominance numérique des fleurs unisexuées femelles. Une constatation tout à fait analogue put être faite le 7 juillet 1936. Le 18 juillet 1935, on remarqua que le nombre des fleurs hermaphrodites hétérostaminées avait augmenté. L'état gynomonoïque fut encore vérifié le 1er août 1935 : les fleurs hermaphrodites homostaminées étant très nombreuses.

Cette catégorie de pieds gynomonoïques, qui se prête spécialement bien à une étude de la sexualité en fonction du temps, nous montre avec évidence qu'un examen unique est incapable de nous renseigner sur la nature sexuelle d'un pied : les pieds considérés passent, dans les premiers temps de la floraison, par un stade rigoureusement unisexué où rien ne nous permet de prévoir qu'il s'agit là seulement d'un état purement provisoire. — Un fait également digne de fixer l'attention, est la succession de ces différents états sexuels : les pieds cités sont tous rigoureusement unisexués femelles au début de leur époque de floraison. Après avoir passé par une période de transition caractérisée par la coexistence de fleurs femelles et de fleurs hermaphrodites homo et hétérostaminées, ils arrivent à une période finale caractérisée par une forte prédominance de fleurs hermaphrodites homostaminées. — Ainsi, le pied 109, dont nous avons déjà parlé plus haut, porte le 24 juillet 1936 dix-huit capitules épanouis, dont la composition florale est résumée dans le tableau ci-dessous :

Numéros des capitules	Fleurs hermaphrodites		Fleurs femelles	Numéros des capitules	Fleurs hermaphrodites		Fleurs femelles
	homo-staminées	hétéro-staminées			homo-staminées	hétéro-staminées	
1	25	—	—	10	22	—	—
2	31	—	—	11	33	—	—
3	24	—	—	12	8	4	9
4	46	—	—	13	26	—	—
5	22	—	—	14	22	11	9
6	24	—	—	15	26	—	—
7	23	—	—	16	22	—	—
8	24	—	—	17	23	—	—
9	33	—	—	18	22	—	3

Les deux autres pieds (101 et 105) se comportent d'une façon tout à fait analogue. — Il est donc bien remarquable de voir que cette catégorie de pieds gynomonoïques se présente, au début et à la fin de l'époque de floraison, sous des états sexuels qui sont également l'un l'extrême de l'autre : femelle et hermaphrodite (ou presque hermaphrodite). — Nous faisons également remarquer, en passant, pour y revenir d'une façon plus détaillée plus loin (p.192), que ces trois pieds qui se présentent d'une façon si curieuse, proviennent d'un lot d'akènes cueillis sur des pieds gynomonoïques

descendant eux-mêmes d'un lot de pieds unisexués : ils ont donc des ascendants unisexués.

Knautia arvensis. — Nos études sur la sexualité des pieds gynomonoïques en fonction du temps, se sont également étendues à l'espèce voisine : *Knautia avensis*. Le 30 mai 1935, nous avons observé, sur la colline de Wangen, un individu de *Knautia arvensis* à floraison printanière (p. 204) qui se trouvait accidentellement en dehors des prairies. Le même jour, cette scabieuse portait des capitules composés de fleurs unisexuées femelles à étamines très réduites. Le 17 juin de la même année, ce même pied portait deux capitules épanouis; les fleurs étaient pourvues d'étamines dont les anthères avaient des dimensions normales (3 mm. de long sur 1 mm. de large), mais dont la surface des loges, au lieu d'être lisse et distendue, était ridée et plus ou moins dépigmentée. Le filet était courbé en crosse dans le bouton floral; au moment de l'anthèse, il s'est déployé, portant l'anthère au-dessus du niveau de la corolle. Le filet était toutefois plus grêle et plus court qu'un filet normal. — L'observation de ce pied fut reprise en 1936. Ainsi, le 21 mai 1936, ce même pied portait un capitule dont les fleurs étaient typiquement femelles : les anthères mesuraient 1,5 mm. de long; la largeur était inférieure à 1 mm.; les filets mesuraient 1 à 1,5 mm. de long. — Le 24 mai et le 1er juin, le même individu était porteur d'un petit nombre de capitules, construits tous sur le plan du précédent. — Le 7 juin de la même année, les phénomènes changent : à ce moment l'individu possédait deux capitules qui portaient un mélange de fleurs : les unes typiquement femelles, se présentant morphologiquement comme celles du mois de mai; les autres renfermant des étamines dont les anthères étaient de dimensions normales, mais à surface ridée et dépigmentée. Le filet mesurait 5 mm. de long en moyenne. — Le 14 juin 1936, ce même pied portait encore deux capitules, dont la composition florale était analogue à celle des capitules du 7 juin. — Le 21 juin, les fleurs des deux capitules épanouis renfermaient des étamines, dont les anthères étaient dépigmentées mais de dimensions normales. Le filet étant court, les étamines étaient donc nettement insertes. — Le 28 juin, le pied a cessé de fleurir pour le reste de l'année.

En premier lieu, on peut trouver singulier que nous ayons classé parmi les individus gynomonoïques, ce pied de *Knautia arvensis* qui, d'après les caractères morphologiques de son androcée, fait partie du groupe des pieds femelles hétérostaminés. En effet, à aucun moment nous n'avons vu apparaître une étamine constituée normalement : ce qui aurait suffi pour en faire un pied gynomonoïque. Nous l'avons signalé intentionnellement, après notre exposé sur l'évolution de la sexualité des pieds 101, 105 et 109 (p. 58), à cause des liens de parenté existant entre les deux phénomènes observés. Ce pied de *Knautia arvensis* de la colline de Wangen suit, en effet, une courbe analogue à celle des trois pieds de *Knautia silvatica* du jardin d'essai, sauf en ce qui concerne la partie terminale de cette courbe. En effet, chez cette dernière plante, il n'y a pas formation d'étamines normales. — Faut-il en conclure que l'état sexuel de ce pied de *Knautia arvensis* est plus avancé, plus près de l'unisexualité, que celui des trois individus de *Knautia silvatica* précédemment décrits?

Un autre pied de *Knautia arvensis* a fait l'objet de notre étude. Ce dernier se trouve au Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg. — C'est le

17 mai 1935 que ce pied épanouissait son premier capitule de l'année. Il fixa aussitôt notre attention, à la fois par une particularité du mode d'épanouissement et par une particularité intéressant la sexualité du pied. Au cours de l'année 1934, cet individu avait toujours montré, chaque fois qu'on l'examinait, des fleurs hermaphrodites homostaminées. Or, le 17 mai 1935, le premier capitule montra un mélange de fleurs hermaphrodites homostaminées et de fleurs femelles homostaminées : la zone centrale du capitule était occupée par cinq ou six fleurs femelles; la zone médiane ne renfermait que des fleurs femelles; la zone périphérique montrait des fleurs hermaphrodites homostaminées mélangées à des fleurs hermaphrodites hétérostaminées. — Pour le reste de l'époque de floraison, l'état sexuel de la plante est résumé dans le tableau suivant. Pour dresser ce tableau, nous nous sommes adressé chaque fois à un seul capitule, dont nous avons fait l'analyse florale : capitule dont la composition florale était la plus éloignée de la normale.

Date	Fleurs hermaphrodites		Fleurs femelles
	homostaminées	hétérostaminées	
24 mai 1935.....	26	33	14
29 — 1935.....	57	2	0
4 juin 1935.....	48	2	0
12 — 1935.....	72	0	0
15 — 1935.....	41	0	0
17 — 1935.....	50	0	0
25 — 1935.....	47	0	0

Au début du mois de juillet, ce pied cesse de fleurir. Sa sexualité fut également étudiée en 1936. Ainsi, le premier capitule de l'année s'est ouvert le 9 mai; il renfermait : 46 fleurs hermaphrodites homostaminées, 8 fleurs hermaphrodites hétérostaminées et 22 fleurs femelles. — Un deuxième capitule épanoui le 14 mai ne renfermait que des fleurs hermaphrodites homostaminées, sauf 4 fleurs qui étaient hermaphrodites hétérostaminées. Le 20 mai, un capitule portait 5 fleurs femelles; toutes les autres étant hermaphrodites homostaminées. Le 23 et le 30 mai, deux autres capitules ne renfermaient que des fleurs hermaphrodites homostaminées. Le 17 juin, nous avons observé quatre capitules, dont deux étaient exclusivement hermaphrodites, les deux autres très faiblement gynomonoïques. Vers le 20 juin ce pied cesse de fleurir.

Donc, en 1936 comme en 1935, ce pied s'est comporté de la même façon. Il n'a révélé son état sexuel véritable qu'au début de son époque de floraison.

Un troisième pied de *Knautia arvensis*, également à floraison printanière, fut suivi sur nos terrains d'expérience. Le 15 mai 1936, ce pied produit son premier capitule formé par des fleurs contenant des étamines à anthères dépigmentées, mais de dimension voisine de celle des anthères normales. Le filet étant très court, ces étamines sont insertes. — Le 20 mai, un deuxième capitule s'épanouit : il comporte deux

sortes de fleurs, les unes construites sur le même plan que les précédentes; les autres à filet un peu plus long, portent les anthères décolorées au-dessus du niveau de la corolle. — La région centrale d'un capitule éclos le 23 mai, comporte des fleurs à étamines de dimension normale : anthère de 3 mm. de long sur 1 mm. de large, mais sans anthocyane. Le filet est courbé en crosse dans le bouton floral. Les autres fleurs du capitule sont pourvues d'étamines insertes. — Le 30 mai, un autre capitule s'ouvre, dont toutes les fleurs, sauf quatre, renferment des étamines à filet courbé en crosse avant l'épanouissement. De plus, les anthères, de dimension normale, renfermaient leur pigment anthocyanique habituel. — Le 6 juin, ce pied cesse de fleurir.

L'évolution de l'androcée offre donc la même allure que dans les cas précédemment décrits.

Il y a ainsi un trait de parenté qui lie ces individus de *Knautia arvensis* aux trois autres appartenant à *Knautia silvatica* étudiés plus haut, à savoir que l'*état sexuel le plus évolué se manifeste au début de l'époque de floraison.*

L'état de la sexualité des pieds gynomonoïques en fonction du temps a été étudié par M. Correns sur *Satureia hortensis* (1905, **27**, p. 458). L'auteur examine, individuellement et de temps en temps à partir du début du mois de juillet, trente-six pieds de *Satureia hortensis* provenant de parents et grands-parents gynomonoïques. — Au début de leur période de floraison, ces plantes portaient, soit uniquement des fleurs hermaphrodites normales, soit des fleurs hermaphrodites avortées seules ou en compagnie de fleurs femelles. Vers la fin de la floraison, l'auteur ne voit plus que des fleurs hermaphrodites avortées et des fleurs femelles. En 1907, M. Correns (**29**) reprend cette étude sur la périodicité du développement des différentes sortes de fleurs, chez les individus gynomonoïques de *Satureia hortensis*. Il confirme les résultats obtenus par lui en 1905, et les exprime par une série de quatre courbes : *a*) pour les fleurs hermaphrodites normales; *b*) pour les fleurs hermaphrodites avec étamines en partie avortées; *c*) pour les fleurs ne renfermant que des étamines contabescentes et *d*) pour les fleurs typiquement femelles. — L'examen des résultats obtenus sur *Satureia hortensis* par M. Correns, même si on ne considère que l'allure des courbes *a* et *d*, montre qu'ils sont l'inverse de ceux que nous avons obtenus sur *Knautia silvatica* et *Knautia arvensis*. — Outre *Satureia hortensis*, M. Correns a encore étudié d'autres plantes gynomonoïques (1908, **31**, p. 668), à savoir *Geranium*, *Silene inflata* et *dichotoma*, *Plantago lanceolata*, *Scabiosa*, *Knautia* et *Echium*. Il dit que ces plantes ne se différencient les unes des autres, que par la courbe des fleurs hermaphrodites qui atteint son maximum plus ou moins tôt, et que l'un ou l'autre des minima peut disparaître à peu près ou tout à fait complètement. — Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne savons guère à quoi il faut attribuer nos résultats diamétralement opposés à ceux de M. Correns.

Si nous récapitulons nos observations sur la gynomonœcie de *Knautia silvatica*, nous sommes amené à dire que, dans la grande majorité des cas, cet état sexuel est déterminé par l'apparition, sur un pied donné, de capitules hétérogènes, c'est-à-dire portant à la fois des fleurs hermaphrodites homo ou hétérostaminées et des fleurs femelles. C'est là la modalité la plus générale que revêtait la gynomonœcie, chez les individus de *Knautia silvatica* que nous avions à notre disposition. Cet état comporte

deux variantes : dans le premier cas l'état gynomonoïque est discontinu et, même au moment où il se manifeste, le nombre des fleurs hermaphrodites normales est de beaucoup supérieur à celui des fleurs hermaphrodites hétérostaminées ou des fleurs unisexuées femelles. Dans le deuxième cas, l'état gynomonoïque est continu. — Vient ensuite la deuxième modalité observée, à la fois chez *Knautia silvatica* et *Knautia arvensis*, où le pied passe, au début de la floraison, par un état unisexué femelle, et à la fin, par un état hermaphrodite ou un état voisin de l'hermaphrodisme.

***

Mais, si nous nous reportons au tableau analytique de la page 53, nous verrons que la gynomonœcie peut présenter, chez *Knautia silvatica*, une autre particularité encore.

En effet, si nous considérons les pieds 4, 7, 15, 24, 28, 43, 48, 61 et 93, nous constatons que la modalité rencontrée ci-dessus n'a pas cessé de se manifester chez les pieds 4, 7, 15, 24, 43, 48, 61 et 93, mais que tous ces pieds montrent, à un moment ou à un autre, à côté des capitules hermaphrodites et gynomonoïques ordinaires, des capitules rigoureusement unisexués femelles. Ces capitules unisexués, toujours très sporadiques (nous ne connaissons pas de cas où ce nombre ait dépassé deux), apparaissent généralement sur des rameaux latéraux plus ou moins faibles, soit au milieu de la période de floraison (le 4 juillet pour l'individu 4; le 1er août pour l'individu 28) : cas exceptionnel; soit, cas le plus général, en fin de saison, quand la floraison est à son déclin et quand la plus grande partie des autres capitules sont en train de mûrir leurs akènes. Ceci se vérifie pour les pieds 7, 15, 24, 43, 48, 61 et 93. — Mais, il est également des cas où la modalité habituelle de la gynomonœcie de *Knautia silvatica* : coexistence de capitules hétérogènes (gynomonoïques) et de capitules homogènes (hermaphrodites) est supprimée, et où la gynomonœcie du pied est réalisée par la seule présence de ces capitules homogènes unisexués femelles à côté de capitules hermaphrodites. Tel est le cas de l'individu 28 : huit fois (cinq fois en 1935 et trois fois en 1936), notre examen l'a trouvé rigoureusement hermaphrodite. Ce n'est que le 1er août, c'est-à-dire peu de temps avant le déclin de la floraison, que nous avons vu apparaître *brusquement* et sans que rien ait permis de le prévoir, un capitule homogène rigoureusement unisexué femelle. — Il est à remarquer que ces capitules femelles, qu'ils existent isolément ou à côté de capitules gynomonoïques ou hermaphrodites, sont le plus souvent de *taille inférieure à la normale et moins riches en fleurs*. Un tel capitule pauciflore (16 fleurs) a été produit par le pied 61, le 1er août. Ces capitules fructifient comme les autres.

Le phénomène, tout à fait singulier, de l'apparition de capitules unisexués femelles sur des pieds gynomonoïques, est encore plus singulier quand cette catégorie de capitules se montre sur des individus jusque-là complètement hermaphrodites, dont l'androcée n'était constitué que par des étamines longues, déhiscentes et fertiles, sans aucun indice de réduction qui ait permis de prévoir l'apparition de fleurs femelles à un moment ou à un autre. Ce phénomène, observé sur *Knautia silvatica*, n'appartient pas en propre à cette espèce. Nous avons pu observer aussi, sur d'autres espèces, des faits qui peuvent être rapprochés de ceux décrits pour *Knautia silvatica*.

Knautia arvensis. — Un rameau latéral d'un pied de *Knautia arvensis*, observé mi-septembre au bord d'un chemin de la colline de Mutzig, portait deux sortes de capitules : l'un était hermaphrodite homogène, l'autre femelle homogène.

Cephalaria transylvanica. — Un pied de cette espèce observé à la mi-août 1934, au Parc de la Tête d'Or à Lyon, montra un rameau latéral portant deux sortes de capitules : l'un exclusivement unisexué femelle et de dimensions réduites, l'autre exclusivement hermaphrodite à étamines développées normalement.

Scabiosa Columbaria. — Un pied de cette espèce fut observé fin septembre sur la colline de Wangen. Là aussi, un rameau était porteur de deux sortes de capitules : l'un homogène, femelle, pauciflore, l'autre homogène hermaphrodite à étamines normalement développées.

Ne connaissant pas l'état sexuel antérieur de ces pieds, il serait assez téméraire de vouloir identifier ces trois cas à celui, typique, observé sur *Knautia silvatica* (pied 28) ; car rien ne nous dit que ces trois individus (*Cephalaria transylvanica*, *Scabiosa Columbaria* et *Knautia arvensis*) n'avaient porté antérieurement que des capitules à fleurs homostaminées rigoureusement hermaphrodites. — Le seul argument qui nous ait incité à rapprocher le résultat de ces observations, de celles faites sur *Knautia silvatica*, c'est le moment d'apparition de cette nouvelle modalité de gynomonœcie. En effet, pour les trois espèces signalées, l'apparition de capitules unisexués à dimensions réduites coïncidait avec le déclin de floraison de ces pieds, comme chez *Knautia silvatica*.

Interprétation. — Ces capitules unisexués femelles naissant sur des pieds gynomonoïques ou hermaphrodites, *apparaissent en fin de saison*, au moment où la plante voit épanouir ses derniers capitules. Tel est le cas pour les pieds 7, 15, 24, 43, 48, 61 et 93. Cette coïncidence, si elle n'apporte pas l'explication définitive du phénomène, permet au moins d'en présumer la cause possible. En fin de saison, quand la plante mûrit ses akènes, les courants nutritifs se dirigent surtout vers les capitules en fructification. De plus, la circulation de la sève est moins active qu'au début de la période de végétation. Les besoins nutritifs spéciaux de la plante la réduisent peut-être à une économie sérieuse, qui se traduit par la production de capitules hermaphrodites pauciflores et aussi par la production de capitules purement femelles.

Nous avons donc à distinguer deux modalités principales de gynomonœcie chez *Knautia silvatica* :

1° La modalité habituelle, caractérisée par la coexistence de fleurs hermaphrodites normales ou hermaphrodites hétérostaminées, et de fleurs unisexuées femelles. Comme nous le verrons (p. 192), cet état sexuel est déterminé génotypiquement, et par conséquent est inscrit dans le patrimoine héréditaire : c'est la *gynomonœcie vraie*.

2° La modalité nouvellement observée par nous, caractérisée par l'apparition, en fin de saison, de capitules rigoureusement unisexués femelles, pauciflores, de dimensions réduites, naissant sur des rameaux latéraux. Cette modalité peut s'installer sur des individus qui, jusque-là, ont été affectés de gynomonœcie vraie (pieds 7, 15, 24, 43, 48, 61 et 93), ou bien sur des individus qui, jusque-là, se sont montrés rigoureusement hermaphrodites : cas du pied 28 et, à un degré de certitude moindre, cas fournis par *Knautia arvensis*, *Cephalaria transylvanica* et *Scabiosa Columbaria*.

Si ce phénomène n'est pas en rapport avec les conditions de nutrition modifiée: par l'arrière-saison, il est peut-être occasionnel, éphémère, de nature essentiellement physiologique. Le génotype n'est peut-être pas influencé et, dans ce cas, cette modalité serait uniquement déterminée *phénotypiquement*, par conséquent non héréditaire. Ainsi, la descendance issue des akènes de capitules femelles venus en fin de saison sur un individu rigoureusement hermaphrodite, serait également hermaphrodite; et de même la descendance issue des akènes de capitules femelles venus en fin de saison sur un individu gynomonoïque, ne serait pas femelle mais bien gynomonoïque comme le pied qui les a produits. D'où le nom de *paragynomonœcie* que, jusqu'à vérification, nous lui donnons.

S'il est vrai que cette paragynomonœcie est en rapport avec une nutrition défectueuse, on doit pouvoir la produire expérimentalement. N'ayant pas entrepris nous-même cette étude, nous nous référons à M. CORRENS (1907, **29**, p. 147 et 148.) En 1904, cet auteur fait une observation qui ressemble beaucoup à la nôtre : examinant un lot de pieds de *Satureia hortensis* en fin de saison (début à mi-septembre 1904), il remarque qu'ils sont femelles, nains, alors qu'ils renfermaient les mêmes dispositions génotypiques que les plantes normales gynomonoïques, car la descendance le prouve. M. CORRENS en conclut que l'état nain, non héréditaire, ainsi que la formation de fleurs femelles, doivent avoir une cause commune : les conditions extérieures. — Partant de cette observation, il réalise l'expérience suivante : un lot de graines de *Satureia* germées sont repiquées dans des pots et normalement espacées. Un autre lot se développe dans les pots de germination eux-mêmes : les jeunes plantes y étaient très serrées (jusqu'à 260 plantes par pot de 17 cm. de diamètre), donc dans des conditions de nutrition défectueuse. Or, parmi les plantes se développant normalement, il n'y eut pas une seule plante femelle : toutes (315) étaient gynomonoïques. Parmi celles qui s'étaient développées dans les pots de germination eux-mêmes, il y eut 920 gynomonoïques et 45 femelles. Ces plantes femelles étaient donc vraisemblablement dues à une nutrition défectueuse. — La contre-expérience qui s'imposait à ce moment, et qui fut faite, était de semer les graines fournies par ces plants femelles sur bonne terre dans des conditions normales, et d'observer la descendance : elle était composée de plantes normales gynomonoïques, et non de plantes femelles.

***

Dans ce chapitre nous avons été amené à envisager trois catégories d'individus : les individus hermaphrodites, les individus femelles et les individus gynomonoïques.

Les deux premières catégories représentent les deux termes extrêmes de la lignée évolutive gynodimorphe.

Le stade terminal de cette évolution, représenté par les pieds unisexués femelles, est nettement caractérisé par la constance, dans le temps, de son état sexuel.

La catégorie des pieds gynomonoïques constitue un véritable bloc intermédiaire, dont la sexualité peut varier en fonction du temps. Cette catégorie a été subdivisée en quatre groupes principaux :

a) Individus gynomonoïques à forte prédominance de fleurs hermaphrodites : le caractère gynomonoïque apparaît d'une façon *discontinue* tout le long de l'époque de floraison.

b) Individus gynomonoïques possédant, pendant toute leur époque de floraison, un mélange des trois sortes de fleurs : fleurs hermaphrodites homostaminées, fleurs hermaphrodites hétérostaminées et fleurs femelles.

c) Individus qui, au début de leur période de floraison, passent par un stade caractérisé par l'unisexualité femelle et qui, vers la fin de cette période, sont nettement hermaphrodites.

d) Présence de paragynomonœcie, caractérisée par l'apparition en fin de saison, sur des pieds gynomonoïques ou sur des pieds hermaphrodites, de capitules unisexués femelles de dimensions réduites. Ce phénomène est peut-être déterminé par des causes physiologiques (nutrition défectueuse).

Considérations générales sur l'appareil sexuel mâle des Dipsacacées.

L'étude de l'appareil sexuel mâle des Dipsacacées gynodimorphes nous a permis de comprendre que le polymorphisme staminal, si accentué et si complexe chez ces espèces, en particulier chez *Knautia arvensis* prise comme type d'étude, loin d'être un phénomène fortuit et d'importance secondaire, possède au contraire une profonde signification biologique. En effet, les stades réductionnels successifs que traverse l'androcée des Dipsacacées gynodimorphes, nous apprennent que ces plantes sont en train d'évoluer vers l'unisexualité femelle. Dans les différentes catégories de fleurs, de capitules ou d'individus, créées par ce polymorphisme staminal, nous sommes toujours arrivé à distinguer les deux extrêmes de cette lignée évolutive : les fleurs, les capitules et les individus hermaphrodites d'une part; les fleurs, les capitules et les individus unisexués femelles d'autre part. Ces deux termes extrêmes sont reliés l'un à l'autre par toute la série intermédiaire, continue et ininterrompue, des nombreux états de transition, notamment ceux engendrés par la gynomonœcie.

L'étude de la sexualité de ces diverses formes en fonction du temps, a permis de contribuer à préciser, plus nettement encore, le sens de ce mouvement évolutif. Tout le bloc intermédiaire des formes gynomonoïques est caractérisé par une sexualité éminemment instable et variable dans le temps. Cette particularité fait contraste avec la constance remarquable de la sexualité dans la forme femelle arrivée au stade terminal de cette évolution : cinquante individus femelles (environ), examinés pendant plusieurs années consécutives, n'ont produit que des fleurs qui, toutes, étaient rigoureusement unisexuées femelles.

L'existence des nombreuses formes de transition liées sans discontinuité les unes aux autres : formes qui constituent surtout la série des états gynomonoïques, permet de penser que la forme terminale unisexuée femelle, n'est pas issue de la forme primitive hermaphrodite par une mutation unique et brusque, mais par toute une série de bonds successifs d'amplitudes limitées.

Chapitre II

L'APPAREIL SEXUEL FEMELLE CHEZ LES DIPSACACÉES

Notre étude de l'androcée des Dipsacacées gynodimorphes nous a permis de constater une évolution nette de la fleur hermaphrodite vers l'unisexualité femelle. Les deux formes sexuelles extrêmes : la forme initiale hermaphrodite et la forme terminale femelle, étant reliées l'une à l'autre par la série intermédiaire si complexe et si riche des formes gynomonoïques.

Il est logique de se demander maintenant si, parallèlement à cette orientation vers l'état unisexué femelle : la gynœcie, il n'existe pas un processus évolutif analogue frappant le pistil; de sorte que, l'organe sexuel femelle cessant à un moment donné d'être fonctionnel par suite d'un processus réductionnel semblable à celui de l'androcée, nous soyons conduit à une unisexualité mâle. Autrement dit, à côté de la gynodiœcie, existe-t-il une androdiœcie avec les termes de passage entre la forme initiale hermaphrodite et la forme terminale mâle? — Constaterons-nous, en un mot, pour les Dipsacacées gynodimorphes, ce que SCHULZ (1888, **126**, p. 10) a vu pour *Silene inflata*, à savoir que les deux appareils sexuels, mâle et femelle, sont tous les deux frappés de réduction, de sorte qu'à côté des pieds hermaphrodites primitifs existent à la fois des pieds unisexués femelles et des pieds unisexués mâles? — S'il en était ainsi, on serait en présence d'une triœcie (polygamie) : forme sexuelle beaucoup plus rapprochée de la diœcie que le gynodimorphisme.

Dans ce chapitre, nous nous efforcerons donc de répondre à la question suivante : les Dipsacacées, au cours de leur évolution sexuelle, n'ont-elles suivi que l'unique voie menant vers l'unisexualité femelle, ou se sont-elles également engagées dans celle aboutissant à l'unisexualité mâle?

Pour élucider cette question, étudions la valeur fonctionnelle de l'appareil sexuel femelle. A cet effet, nous examinerons d'une part le style et le stigmate de la fleur épanouie arrivée au stade femelle, et d'autre part l'ovaire avant et après la fécondation.

SOUS-CHAPITRE I

Style et stigmate

A côté des styles et stigmates conformés normalement, existe-t-il des fleurs où ces organes sont en voie de régression, au même titre que le sont les étamines dans les états gynodimorphes?

A notre connaissance, VAUCHER (1841, **148**, t. II, pp. 720 à 736) est le premier auteur qui ait observé des processus abortifs frappant le pistil de Dipsacacées. Il a remarqué ces réductions, à la fois sur des Dipsacacées non gynodimorphes et sur des Dipsacacées gynodimorphes. Ces dernières deviendraient donc, dans ces circonstances, dioïques, et les premières, andromonoïques ou androdioïques. Ainsi, pour *Dipsacus ferox*, il remarque des stigmates avortés au fond d'une corolle défleurie (p. 723). *Dipsacus silvestris*, également, présente un grand nombre de stigmates avortés. *Cephalaria centauroides*, dit-il, est dioïque par avortement, les fleurs mâles ont des étamines bien conformées, mais le stigmate est mutilé au fond de la corolle. Chez *Knautia arvensis*, le même auteur distingue deux espèces de capitules, les uns femelles que nous connaissons déjà, les autres à étamines saillantes et à stigmate caché dans le tube. VAUCHER observe (p. 732) la diœcie, ou au moins la polygamie dioïque, chez *Scabiosa atropurpurea*, *S. maritima*, *S. Columbaria*, *S. Succisa*, *S. australis*..., les capitules mâles sont plus étalés, et le pistil des fleurs mâles est raccourci et plus ou moins caché. — LECOQ (1857, **90**, t. VI, p. 473), semble partager les vues de VAUCHER quand, parlant des capitules épanouis de *Knautia arvensis*, il dit que « *Tantôt toutes ces fleurs sont fertiles, hermaphrodites ou femelles, tantôt les capitules entiers ne sont formés que de fleurs mâles dont les stigmates ont avorté* ». Cet auteur rapporte également (p. 477) l'existence de la diœcie, ou plutôt de la polygamie, pour *Scabiosa Succisa* : les fleurs femelles, dit-il, sont réunies en capitules plus petits; les mâles, en groupes plus volumineux, ont leurs étamines pliées sur leurs filets...

Ces réductions de l'élément femelle rapportées par les deux auteurs précédemment cités, conditionneraient donc, par la présence de fleurs mâles à côté de fleurs hermaphrodites, l'existence d'un androdimorphisme pouvant coexister ou non avec le gynodimorphisme que nous connaissons déjà. Or, au cours de nos recherches, les observations qui ont porté sur plusieurs milliers de fleurs appartenant à diverses espèces de Dipsacacées, ne nous ont jamais permis de constater, sauf dans le cas de *Cephalaria tatarica* (p. 69), l'existence de fleurs ou de pieds morphologiquement mâles. Toutes les fois que nous nous sommes adressé à des fleurs ou à des capitules au stade femelle, nous avons pu observer des styles de dimensions normales et des stigmates nubiles saupoudrés de grains de pollen. Aucun style avorté ou en voie d'avortement n'a été observé par nous.

Nous ne citerons ici que provisoirement, pour en parler d'une façon plus détaillée ailleurs (p. 175), ce pied de *Scabiosa Columbaria*, trouvé le 13 septembre 1935 aux environs de Strasbourg, dont le style et le stigmate, au lieu de dépasser les fleurs du capitule comme c'est le cas des fleurs normales au stade femelle, restaient au fond de

la corolle où ils se montraient plus ou moins avortés. Nous ne savons pas si les observations de VAUCHER et LECOQ se rapportent à des cas exceptionnels analogues, mais nous avons le droit de le supposer. D'ailleurs, pour qu'il y ait androdiœcie ou andromonœcie, il ne suffit pas qu'à côté de fleurs ou de pieds hermaphrodites il y ait des fleurs ou des pieds mâles; l'essentiel dans cette forme sexuelle, et nous l'avons déjà indiqué à propos du gynodimorphisme (p. 10), c'est que cette modalité réductionnelle ne soit pas exceptionnelle, qu'elle offre des termes de transition et fasse partie intégrante du patrimoine héréditaire. Il ne faut pas qu'elle soit accompagnée de signes pathologiques ou tératologiques, comme c'était le cas chez *Scabiosa Columbaria*. — Par conséquent, à côté de la paragynodiœcie (CORRENS, 1928, **33**, p. 115) et de la paragynomonœcie, il y a lieu de distinguer une paraandromonœcie et une paraandrodiœcie. Si, d'une part, nous rappelons que cette observation personnelle de l'avortement du style et du stigmate n'a été faite qu'une seule fois et sur une seule espèce, et que, d'autre part, des textes de VAUCHER et LECOQ on peut déduire clairement que l'androdimorphisme observé par eux est loin d'être un phénomène rare ou fortuit, nous ne pouvons nous expliquer les faits rapportés par ces deux auteurs que de trois manières. Ou bien ces auteurs ont observé sur d'autres espèces ce que nous avons remarqué chez *Scabiosa Columbaria* (style et stigmate mutilés) : à supposer que cette anomalie soit plus fréquente en certains endroits qu'en d'autres; ou bien, et c'est également l'opinion de DARWIN (1878, **37**, p. 306), VAUCHER et LECOQ ont dû se tromper : la fleur des Dipsacacées étant protandre, le pistil encore inclus dans le tube corollin au moment de l'épanouissement de la fleur n'atteint sa longueur définitive que quelque temps après le départ du pollen; ou bien ils ont vu chez les espèces étudiées par eux, ce que nous avons observé chez *Cephalaria tatarica* (p. 69), mais leurs explications à ce sujet manquent souvent de précision. D'ailleurs, VAUCHER et LECOQ ne se sont pas posé la question de savoir si l'état mâle observé par eux était provoqué par un phénomène pathologique ou tératologique.

Quoi qu'il en soit des affirmations de VAUCHER et LECOQ, affirmations que nous ne trouvons pas confirmées dans la littérature ultérieure, il est néanmoins un fait d'observation personnelle ayant trait directement à la question de l'existence de l'androdimorphisme chez les Dipsacacées. Nous tenons à le signaler ici.

Au cours de nos recherches sur la biologie florale de *Cephalaria tatarica*, effectuées en 1935 et 1936 sur deux individus vivant au Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, nous avons rencontré, à plusieurs reprises, des capitules dont certaines fleurs périphériques étaient *unisexuées mâles*. En effet, à un moment où les fleurs témoins de la même zone passaient par le stade femelle (pistil long de 15 à 17 mm. et branches stigmatiques fortement pollinisées), le style des fleurs unisexuées était, ou réduit à un organe rudimentaire de 2 à 3 mm. de long, ou faisait complètement défaut. L'état de choses était encore le même au moment de la chute des fleurs. L'appareil femelle n'a donc pas fonctionné, alors que l'appareil mâle de ces fleurs, et nous l'avons étudié au même titre que celui des fleurs bisexuées, fonctionnait normalement. — Nous faisons remarquer, qu'à notre avis, cette particularité n'a aucun rapport avec celle observée par nous sur *Scabiosa Columbaria* en septembre 1935. En effet, rien ne permet d'incriminer une cause d'ordre pathologique, car les fleurs, à part le non fonctionnement du pistil, se présentaient et se comportaient d'une façon identique aux fleurs témoins hermaphrodites. Donc, *un état sexuel correspon-*

dant à l'andromonœcie existerait chez les Dipsacacées, et notamment chez Cephalaria tatarica.

Ce cas mériterait une étude portant sur un très grand nombre d'individus, pour connaître les différentes modalités possibles que cet état sexuel peut entraîner (androdiœcie, pléogamie), sa fréquence en fonction de la répartition géographique, et surtout la modalité suivant laquelle il se transmet à la descendance. Ce dernier point serait particulièrement intéressant à étudier, car, étant donnée la stérilité très probable de ces fleurs unisexuées mâles, il appartiendrait ainsi aux fleurs hermaphrodites de donner naissance à des fleurs unisexuées mâles. — Cette espèce habitant la Russie, nous avons dû laisser provisoirement en suspens la solution de ces problèmes.

En terminant cette étude, qui avait pour but de déceler l'existence de l'androdimorphisme, en se basant sur l'état morphologique du style, parallèlement à ce que nous avons fait pour les étamines, nous pouvons dire que ces états androdimorphes semblent infiniment moins nombreux que les états gynodimorphes. En plus, faut-il encore savoir interpréter ce que la nature nous offre : tous les cas montrant un avortement du style ne sauraient être intégrés dans une lignée réductionnelle androdimorphe. Il faut savoir distinguer ce qui appartient à l'androdimorphisme vrai de ce qui doit être attribué à un paraandrodimorphisme, ce qui est conditionné par des facteurs internes de ce qui est accessoire, accidentel, provoqué par des causes externes.

Maïs si, jusqu'à ce jour, des fleurs morphologiquement et rigoureusement unisexuées mâles n'ont été vues que par nous et dans une seule espèce : *Cephalaria tatarica*, cela ne veut nullement dire que les autres espèces en sont dépourvues; car, nous sommes loin d'avoir exploré toute l'aire de dispersion de cette famille. Les considérations suivantes vont, en effet, nous rappeler que les différentes formes sexuelles d'une série gynodimorphe ou androdimorphe ne sont pas obligatoirement réparties d'une façon uniforme sur toute l'aire de dispersion de l'espèce considérée. Certaines formes peuvent manquer dans certaines régions, ou être plus fréquentes en certains endroits qu'en d'autres. Nous citons, de nouveau, les observations de Delpino (1878, **37**, p. 307), de Burck (1906, **11**), de Muller (1873, **104**, p. 372), relatives à l'irrégularité qu'ils ont observée dans la dispersion des formes sexuelles de *Thymus Serpyllum, Sium latifolium, Pimpinella magna, Aethusa Cynapium, Daucus Carota, Scabiosa Columbaria.*

Si d'autres Dipsacacées androdimorphes étaient découvertes en un point quelconque de l'aire de répartition de cette famille, l'observateur qui les examinerait dans la nature serait frappé par le caractère non accidentel de la réduction du style, par la présence de formes intermédiaires et par le caractère héréditaire de cette réduction : les autres parties florales restant complètement normales, et l'examen microscopique ne révélant aucune intervention parasitaire ou tératologique.

SOUS-CHAPITRE II

La partie ovarienne. — Fertilité et Stérilité

Si, à côté des fleurs ou des individus unisexués femelles, nous n'avons pas pu observer, chez *Knautia arvensis*, des fleurs ou des individus mâles, cela peut signifier de deux choses l'une : ou bien l'androdimorphisme n'existe pas dans cette famille, ou bien l'évolution sexuelle ayant pour terme l'unisexualité mâle n'est pas encore arrivée à son stade terminal : les pieds mâles. En effet, on peut très facilement supposer que cette tendance vers l'état mâle existe déjà chez la plante; mais que, étant encore à ses débuts, donc encore très faible, elle s'est dérobée à notre investigation qui, d'emblée, visait les stades ultimes de cette évolution : fleurs ou pieds mâles. L'observation ayant montré que style et stigmate se développent toujours normalement, il y avait lieu de s'adresser à la partie essentielle du pistil, à l'ovaire, voire au sac embryonnaire, dont style et stigmate ne sont que des appendices d'importance secondaire. En effet, la partie essentiellement femelle du gynécée peut être frappée de réduction, de stérilité, sans que ses parties accessoires s'en ressentent, et sans que leur développement soit entravé.

Nous entrevoyons, dès maintenant, que l'étude des états éventuellement androdimorphes présente un grand avantage sur celle des états gynodimorphes : l'androdimorphisme naissant n'étant accompagné d'aucune réduction morphologique, tombe cependant aussitôt dans le champ de nos observations et se traduit par la *stérilité du pistil*. Il n'est pas nécessaire d'avoir recours à des examens cytologiques, d'interprétation souvent fort délicate, pour pouvoir se prononcer sur la valeur fonctionnelle du prothalle femelle, de l'oosphère en particulier; la simple constatation de la *fertilité* ou de la *non fertilité* du pistil fournit la solution.

Au cours de l'étude des états réductionnels gynodimorphes, nous avons jugé la valeur fonctionnelle de l'androcée : 1° d'après l'aspect morphologique; 2° d'après les caractères histologiques de l'étamine. Mais qui nous dit à quel moment un grain de pollen cesse d'être fertile? Nous verrons plus loin que le seul moyen pouvant nous renseigner exactement sur la valeur sexuelle d'un grain de pollen, c'est la preuve de la fertilité des gamètes mâles, beaucoup plus difficile à mettre en évidence que celle des gamètes femelles. — C'est donc à cette preuve de fertilité que nous aurons recours pour nous prononcer sur la valeur sexuelle du pistil, c'est-à-dire sur l'existence d'un androdimorphisme naissant.

Nous sommes donc amené à partir de ce point de vue que, s'il y a androdimorphisme, la réduction, avant de frapper les éléments accessoires (style, stigmate, paroi ovarienne) de l'appareil femelle, frappe de prime abord l'élément femelle par excellence : *le sac;* et dans ce cas, l'ensemble sera fatalement condamné à la stérilité. Nous aurons donc pour but de distinguer les ovaires normaux de ceux qui ne sont pas destinés à suivre un développement normal. Or, si au moment de l'anthèse, nous arrachons toutes les fleurs d'un capitule, nous pouvons constater que tous les ovaires sont

au même stade de développement; à ce moment, rien ne permet de prévoir que tel ovaire est destiné à se transformer en un akène fertile, alors que tel autre suspendra son développement en route. Pour connaître le sort de chacun d'eux, on sera obligé de les suivre après la fécondation, jusqu'au moment de la maturité. Nous serons donc amené à nous demander si ces akènes sont *fertiles* ou *stériles*.

Plusieurs méthodes sont à notre disposition pour évaluer la fertilité de fruits ou de graines. DARWIN (1878, **37**, p. 308), pour apprécier la fécondité des deux formes sexuelles de *Thymus Serpyllum*, s'adresse au *poids* des graines.

Pour juger de la fertilité des akènes de Dipsacacées, nous avons recours à trois méthodes :

1° A l'examen morphologique de la constitution des fruits prêts à se détacher du réceptacle;

2° A l'examen biologique du pouvoir germinatif. En effet, si les akènes ont le pouvoir de germer et de donner de jeunes plantes, c'est la preuve la plus nette que l'appareil femelle est resté intact (1);

3° A l'examen histo-cytologique qui, tout en étant subordonné aux deux précédents, sera destiné à compléter et à expliquer les résultats fournis par les deux autres.

MÉTHODE MORPHOLOGIQUE

L'observation, même très superficielle, d'un capitule de *Knautia arvensis* en fructification pris au hasard, nous apprend que tous les akènes ne sont ni de tailles ni de volumes égaux. Nous distinguons avant tout les *akènes normaux* (*fig.* 37). Ils ont en moyenne 6 mm. de long sur 2 mm. de largeur maxima, et une épaisseur d'environ 1 mm. Leur section est losangique et l'intérieur est comblé par un ensemble de tissus appartenant à l'involucelle, au fruit et à la graine (péricarpe, tégument, albumen, embryon) : d'où la consistance ferme à la compression.

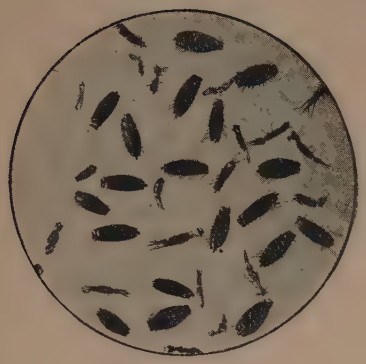
L'enveloppe externe formant l'involucelle, de couleur brunâtre, est hérissée de poils à direction ascendante. Ces akènes de constitution normale (que nous désignons par le chiffre romain I) ont un poids moyen de 10 mgr. (2). Au moment de la maturité, ces fruits se détachent du réceptacle, tout en jonchant souvent la surface du capitule. A la partie inférieure, se trouve un organe blanchâtre dit « *élaiosome* » (HEGI, 1906, **69**, p. 291), qui résulterait de la fusion de la partie basale des préfeuilles. Cet organe jouerait un rôle important dans la dissémination par les fourmis; ces fruits font partie de la catégorie des anémochor-myrméchochores de ULBRICH (1928, **145**, p. 108). L'étude histologique de ces akènes, constitués normalement, a été effectuée par M. KLEIN (1931, **84**).

A côté de ces akènes normaux, nous en voyons d'autres que nous répartirons en deux groupes : ceux (II) qui sont de dimension égale ou légèrement inférieure à la

---

(1) Nous croyons utile de remarquer ici que les variations dans la fertilité des akènes des Dipsacacées étudiées ne peuvent pas être rapportées au manque de pollen. Toutes nos observations nous ont montré, en effet, que le stigmate des diverses espèces est toujours abondamment couvert de pollen. Les pieds fournisseurs de pollen accompagnent toujours, de plus ou moins près, les pieds unisexués (p. 179) et les insectes, visitant ces plantes d'une façon assidue, assurent la pollinisation croisée.

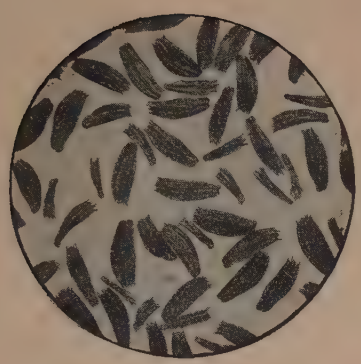
(2) Dans tous nos essais, les akènes ont été conservés dans des sacs de papier et pesés plusieurs mois après leur récolte.



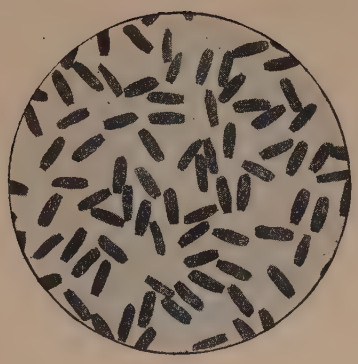
37

38

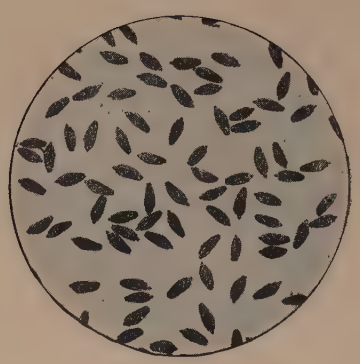
39



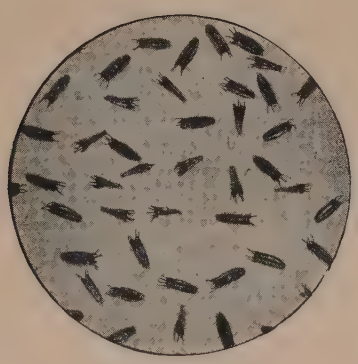
40



41



42



43

FIG. 37 à 43.

37 : *Knautia arvensis*, akènes normaux et akènes avortés. — 38 : *Scabiosa Columbaria*, akènes normaux et akènes avortés. — 39 : *Knautia silvatica*, akènes normaux et akènes avortés. — 40 : *Cephalaria tatarica*, akènes normaux et akènes avortés. — 41 : *Dipsacus laciniatus*, akènes réguliers dans leur forme et dimension. — 42 : *Dipsacus pilosus*, akènes réguliers dans leur forme et dimension. — 43 : *Succisa pratensis*, akènes normaux et akènes avortés. — Grandeur naturelle.

normale (4 à 5 mm. de long). Ils se distinguent des fruits normaux, par leur couleur verdâtre d'organes desséchés; à la compression on ne perçoit aucun contenu, ou, seulement, un contenu fortement réduit; aussi l'organe est-il aplati, les deux parties opposées de la paroi venant en contact l'une avec l'autre. Ces akènes pèsent chacun de 3 à 5 mgr., et, au moment de la maturité, se détachent beaucoup moins facilement du réceptacle que les akènes normaux (*fig.* 37).

La dernière catégorie (III) d'akènes que nous observons à la surface de ce même capitule de *Knautia arvensis*, tranche nettement sur les deux précédentes (*fig.* 37). Ils ont une longueur oscillant entre 2 et 3 mm., quelquefois encore moins. Le poids moyen est de 0,8 mgr., et encore ces akènes ont-ils été pesés avec leur calice qui persiste ici à l'extrémité supérieure. De couleur blanc grisâtre, leur forme n'a plus rien de commun avec celle d'un fruit normal : l'organe est ratatiné, la surface est ridée, souvent il semble être resté au stade de l'ovaire vierge et ne s'est pas accru; au toucher on a la sensation d'un duvet grossier. Au moment où les akènes normaux se détachent du réceptacle, ils continuent à y persister; ils tombent beaucoup plus tard au cours de l'hiver, et, dans le cas des pieds à floraison estivale, avec l'ensemble du capitule.

Cette étude purement morphologique nous permet de tirer cette conclusion, que tous les akènes appartenant aux groupes II et III doivent être frappés de stérilité. Ces deux groupes se différencient l'un de l'autre par ce fait que III n'a guère évolué après la fécondation, alors que II s'est accru, quelquefois même jusqu'à arriver à la taille des akènes normaux; seulement, ce qui s'est accru, c'est l'involucelle et le péricarpe, alors que la graine a subi un arrêt dans son développement. Donc, alors que III est caractérisé par une absence totale de développement, II révèle une certaine tendance à la parthénocarpie. — En résumé, nous sommes en présence de deux catégories principales d'akènes : l'une (I) constituée par des akènes fertiles, l'autre formée d'ovaires stériles accrus ou non (II et III).

Or, cette étude morphologique des trois sortes d'akènes a été entreprise sur un capitule de *Knautia arvensis* pris au hasard. — Une étude plus systématique et plus précise s'impose dès maintenant, pour pouvoir répondre aux trois questions suivantes :

1° Est-ce là un phénomène fortuit en rapport possible avec l'absence de pollen ou une pollinisation insuffisante, ou bien un phénomène régulier?

2° Existe-t-il un rapport numérique déterminé entre ces trois catégories d'akènes et, si ce rapport existe, est-il susceptible d'être influencé par le sexe du pied qui les a produits?

3° Comment se comportent, sous ce même rapport, d'autres espèces de la même famille?

Pour résoudre les problèmes posés par les deux premières questions, nous avons procédé à l'examen morphologique de plusieurs lots d'akènes d'une espèce donnée. Chaque lot comprenait l'ensemble des akènes et des pistils non évolués produits par un certain nombre (25) de capitules fructifiés. Ainsi, nous étions en présence d'un grand nombre d'akènes à répartir en trois groupes, correspondant aux catégories I, II et III. Nous établirons le pourcentage de chacune de ces trois catégories *individuellement*, ainsi que le pourcentage de la somme II + III : ce qui nous donnera en fin de compte le pourcentage des fruits fertiles et le pourcentage des fruits stériles.

Etude morphologique de la fertilité du pistil chez Knautia arvensis *hermaphrodite.*

Numéros	Date	Nombre de capitules examinés	Nombre d'akènes examinés	Catégories d'akènes en pour cent			
		244	9.996	I	II	III	II + III
1	29 août 1934	25	1029	29,1	32,4	38,4	70,8
2	26 août 1934	44	1628	27,–	20,9	52,6	73,5
3	29 août 1934	25	897	27,7	24,5	47,8	72,3
4	29 août 1934	25	887	28,9	30,1	40,9	71,–
5	29 août 1934	25	1182	19,2	35,7	45,2	80,9
6	septembre 1934	25	1169	30,9	32,6	35,–	67,6
7	septembre 1934	25	887	14,5	31,8	53,7	85,5
8	septembre 1934	25	1207	31,5	25,1	43,4	68,5
9	septembre 1934	25	1110	23,9	37,5	41,4	78,9

Le tableau ci-dessus nous apprend que la coexistence des trois catégories d'akènes observés à la surface d'un capitule fructifié de *Knautia arvensis*, est loin d'être un fait isolé ou fortuit. Nous voyons, en effet, que les 244 capitules examinés se comportent de la même façon. Il s'agirait donc là d'un phénomène général.

Si nous étudions la colonne I comprenant les pourcentages des akènes normaux, donc supposés fertiles, nous serons surpris de la valeur relativement faible des nombres : la valeur moyenne est de 25% (25,8%). Donc un quart seulement des akènes seraient fertiles, alors que 75% environ seraient stériles : ce que nous apprend d'ailleurs la dernière colonne qui résume les deux précédentes II et III. 75% des fleurs étaient donc, au moins physiologiquement, unisexuées mâles. — En comparant les valeurs des colonnes II et III, on se rend compte que les pistils n'ayant subi aucun développement ou dont le développement a été enrayé dès le début (catégorie III), l'emportent de beaucoup sur les pistils de la catégorie II à tendance parthénocarpe.

Si nous considérons encore la colonne I, dont les valeurs oscillent autour de 25%, nous voyons qu'il ne s'agit pas d'une constance rigoureuse au sens mathématique du mot. Si, pour un ensemble de 9.996 akènes, un quart a été trouvé fertile et le reste stérile, il s'agit là d'une moyenne. En effet, si nous considérons chaque lot de 25 capitules pris *individuellement*, nous verrons que pas une seule fois le chiffre de 25% ne se présente; les valeurs ne font qu'osciller autour de cette donnée, et encore cette oscillation peut-elle atteindre une amplitude assez prononcée : les extrêmes trouvés dans nos 9 évaluations étant 14,5 % (n° 7) et 30,9 % (n° 6).

Si c'est un fait d'ordre général que les constantes biologiques ne sont jamais des valeurs rigoureusement fixes, et qu'il y a toujours une marge de variations plus ou moins importantes, nous sommes obligé non seulement d'en tenir compte, mais encore de les expliquer.

Donc comment expliquer cette différence de 16,4% entre les deux valeurs extrêmes observées?

Cette différence, et plus généralement l'oscillation des pourcentages, ne peut avoir pour cause que l'hétérogénéité de composition des lots : les 25 capitules d'un lot doivent différer les uns des autres quant à leur composition carpologique. D'où la nécessité, si nous voulons répondre à cette question, d'examiner non plus un lot comprenant un grand nombre de capitules, mais des *capitules fructifiés* pris *individuellement*. Etablissons donc les pourcentages des trois sortes d'akènes produits par un même capitule.

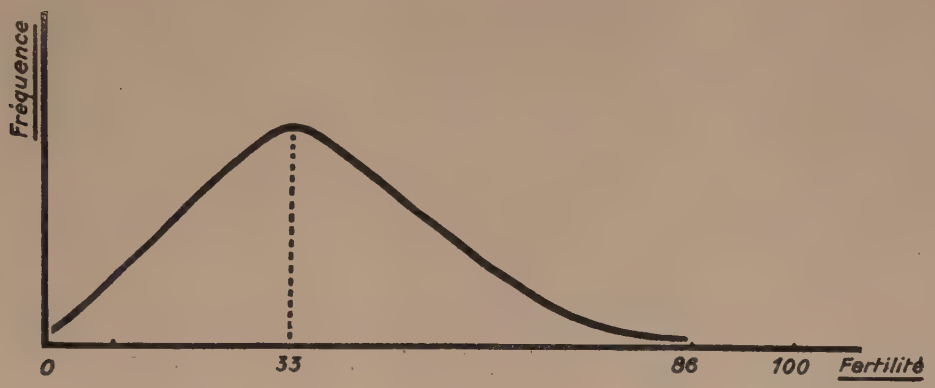
A cet effet, et pour opérer dans des conditions identiques, nous nous adresserons encore à *Knautia arvensis* hermaphrodite, dont les akènes mûrs et les pistils non évolués ont été cueillis en août-septembre 1934.

Numéros des capitules	Nombre d'akènes par capitule	Catégories d'akènes en nombre absolu			Catégories d'akènes en %	
		I	II	III	I	II + III
1	27	14	6	7	52,8	48,3
2	32	12	5	15	37,5	62,5
3	24	9	4	11	37,5	62,5
4	55	15	25	15	27,3	72,9
5	47	14	10	23	29,8	70,2
6	28	13	4	11	46,5	53,7
7	31	3	10	18	9,7	90,9
8	39	13	2	24	33,3	66,6
9	58	6	31	21	10,3	90,–
10	41	13	4	24	31,7	68,4
11	22	7	3	12	31,8	68,4
12	33	10	4	19	30,3	69,9
13	44	18	6	20	40,9	59,1
14	94	30	22	42	31,9	68,4
15	52	26	5	21	50,–	50,–
16	37	8	17	12	21,6	78,7
17	37	9	4	24	24,3	75,7
18	37	18	7	12	48,7	51,5
19	19	16	0	3	84,7	15,7
20	42	13	5	34	30,9	69,4
21	32	0	0	32	0	100,–

Si nous résumons ces résultats, en considérant l'ensemble de ces 21 capitules comme un lot semblable à un de ceux du tableau de la page 75, nous arrivons au résultat suivant : les 831 akènes produits par les 21 capitules examinés se répartissent en : (I) = 267 c'est-à-dire 32,1% et (II + III) = 564 c'est-à-dire 67,9%; ce qui représence une valeur élevée de fertilité par rapport à ce que nous avons vu antérieurement. Mais si nous considérons chaque capitule individuellement, nous verrons que la marge de variations des akènes fertiles est très grande : 84,7% d'akènes fertiles (n° 19) et pas trace d'akènes fertiles (n° 21). Entre ces deux extrêmes, nous

voyons tous les intermédiaires : 9,7—10,3 vers les limites inférieures; 46,5 —48,7—50 et 52 vers les limites supérieures. Le plus grand nombre formant un bloc intermédiaire oscillant entre 24% et 37%.

Donc, si nous considérons chaque capitule fructifère isolément, le rapport des deux catégories d'akènes fertiles (I) et stériles (II et III) évolue entre des limites éloignées. Les extrêmes observés, 0 et 84,7, étant très éloignés l'un de l'autre. Toutefois, ces cas extrêmes sont peu nombreux par rapport à ceux qui, appartenant à une sorte de bloc central, se meuvent entre des limites assez rapprochées (24% à 37%) : faits résumés dans la courbe ci-jointe.



Cette courbe ressemble au polygone de fréquence de QUÉTELET, dont H. DE VRIES et JOHANNSEN ont généralisé l'emploi pour l'étude des variations chez les plantes (CAULLERY, 1931, 16 *bis*, p. 296).

Ainsi nous arrivons à expliquer ce fait que, si l'on s'adresse à un lot de 25 capitules, les extrêmes s'effacent, les oscillations diminuent d'amplitude, de sorte que des valeurs moyennes gravitant autour de 25% se réalisent.

Une autre conclusion non moins importante se dégage du tableau de la page 76, il y a des capitules, d'ailleurs peu nombreux, tel que celui du n° 21, qui ne produisent aucun akène normal : l'ensemble des akènes est stérile. Ce capitule ayant été reconnu hermaphrodite au moment de sa floraison, les deux appareils sexuels (androcée et gynécée) étant développés normalement, ce n'est que dans la suite que l'appareil femelle s'est montré non fonctionnel. Un tel capitule porte donc des fleurs physiologiquement mâles. Or, il n'y a pas que des capitules isolés qui se comportent de la sorte. M. LAVIALLE a rencontré à Bagnoles (département de l'Orne), des pieds morphologiquement hermaphrodites, dont l'ensemble des capitules mûrs ne portaient pas un seul akène constitué normalement.

Ces pieds se sont donc comportés au point de vue physiologique comme des pieds rigoureusement unisexués mâles. — Mais si, d'un côté, nous avons pu découvrir l'existence de capitules et pieds ne portant par un seul akène fertile, à l'autre extrémité de l'échelle nous n'avons jamais rencontré de capitules fructifères dont l'ensemble des akènes avait fructifié normalement. Le capitule numéro 19 ayant le pourcentage de fertilité le plus élevé (84,7%), montre, parmi ses 19 akènes, trois fruits seulement qui ne sont pas conformés normalement.

N'avons-nous donc pas rencontré de capitule vraiment hermaphrodite, et à côté des fleurs portant les deux sexes y avait-il constamment des fleurs unisexuées mâles; en un mot y a-t-il *andromonœcie*? D'autre part, étant donnée l'existence de capitules et de pieds à pistils rigoureusement stériles (observation de M. LAVIALLE), devons-nous admettre l'existence de capitules unisexués mâles, ainsi que l'existence d'individus mâles, ce dernier cas nous amenant à l'*androdiœcie* ?

Nous posons ainsi le problème du sexe en fonction de la fertilité des akènes : Si une *fleur*, un *capitule* ou un *individu unisexué mâle*, porte par définition un gynécée stérile, pour la même raison une *fleur*, un *capitule* ou un *individu unisexué femelle*, doit porter un gynécée fécond. Aussi avons-nous effectué des évaluations analogues, sur des capitules fructifères de *Knautia arvensis* provenant d'individus rigoureusement unisexués femelles. Les capitules ou individus femelles doivent donc produire ici des akènes fertiles 100% ou à peu près : une légère marge devant toujours être admise dans le cas d'un phénomène biologique.

Etude morphologique de la fertilité du pistil chez Knautia arvensis *femelle.*

Numéros des capitules	Date	Nombre des capitules examinés	Nombre d'akènes examinés	Catégories d'akènes en pour cent			en %
				I	II	III	II + III
10	29 août 1934 ...	25	762	34,01	14,31	51,61	65,92
11	29 — — ...	25	1177	33,3	24,7	42,5	67,2
12	29 — — ...	25	1090	42,5	14,3	43,2	57,5
13	29 — — ...	25	1147	37,6	26,–	36,7	62,7
14	29 — — ...	25	828	44,2	16,–	40,–	56,–
15	29 — — ...	25	952	55,5	11,7	40,–	51,7
16	29 — — ...	25	857	33,8	14,1	52,3	66,4

L'étude de ce tableau nous apprend que, loin de constater la fertilité théorique de 100%, la fécondité des différents lots d'akènes produits par des capitules femelles est faible : elle oscille autour d'une moyenne de 40%. Cette valeur, il est vrai, est supérieure à celle obtenue pour les capitules hermaphrodites. De cette fécondité plus grande, nous pouvons déduire que les capitules femelles sont plus féconds que les capitules hermaphrodites, puisque, opérant sur un ensemble de 175 capitules et 6.813 akènes, nous sommes en face d'une valeur moyenne. De plus, cette étude nous montre que, pour les capitules femelles comme pour les capitules hermaphrodites, les trois sortes d'akènes existent. De même que dans le tableau relatif aux akènes fournis par les capitules hermaphrodites, nous voyons ici que la catégorie des akènes qui n'ont subi aucun développement (III), l'emporte sur ceux de la colonne II à tendance parthénocarpe. Donc, dans l'ensemble, les faits observés dans les deux tableaux sont superposables, sauf en ce qui concerne la fertilité plus grande des akènes provenant des pieds femelles.

Il n'y a que la question la plus importante qui reste sans réponse. La fertilité des capitules étant très différente de la valeur théorique attendue, peut-on dire, toutes choses égales d'ailleurs, que les pistils d'un capitule femelle pris isolément sont plus féconds que ceux des capitules hermaphrodites? — Cette question ne pouvant être résolue à la seule lumière du tableau de la page 78, nous avons procédé à la comparaison de capitules femelles pris individuellement.

Comment se comportent les capitules femelles de *Knautia arvensis* pris, non plus en groupe de 25, mais individuellement? — Nous savons déjà, par nos observations sur les capitules morphologiquement hermaphrodites, que nous devons nous attendre à des variations importantes.

Numéros des capitules	Nombre d'akènes par capitule	Catégories d'akènes (nombres absolus)			en %	en %
		I	II	III	I	II + III
1	45	22	4	19	49,–	51,2
2	21	11	2	8	52,6	47,6
3	40	17	3	20	42,5	57,8
4	38	1	4	33	2,6	98,–
5	35	28	6	1	80,–	20,–
6	64	33	13	20	48,5	51,8
7	33	10	3	20	30,3	69,9
8	41	26	7	8	63,6	36,9
9	42	28	3	11	66,6	33,3
10	34	13	3	18	37,9	62,1
11	35	18	3	14	51,6	46,5
12	20	9	3	8	45,–	55,2
13	22	9	3	10	40,9	59,1
14	43	19	2	22	44,2	55,8
15	25	8	3	14	32,–	68,
16	63	35	9	19	55,5	44,4

Si nous considérons les extrêmes de la colonne des akènes fertiles (I), nous voyons que c'est le capitule 5 qui possède la valeur la plus élevée : 80%, et que c'est le capitule 4 qui possède la valeur la plus faible 2,6%; les valeurs intermédiaires oscillent entre 30% et 66%. Les extrêmes sont donc superposables aux extrêmes trouvés pour les akènes hermaphrodites (p. 76). Si nous n'avons pas trouvé de capitules femelles rigoureusement stériles, cela peut résulter de ce que nos recherches ont manqué d'ampleur (16 capitules seulement ont été examinés). Mais d'ailleurs, si nous considérons les valeurs *absolues* du capitule 4, nous voyons que sur un ensemble de 38, il ne portait qu'*un seul akène fertile;* de là à un capitule femelle complètement stérile, il n'y a qu'un pas.

Si nous faisons abstraction de ces valeurs extrêmes, ne permettant aucune différenciation entre capitule hermaphrodite et capitule femelle, et si nous nous adressons

à ce bloc intermédiaire oscillant entre 30% et 66%, nous arrivons à un pourcentage de fécondité nettement supérieur à celui des akènes hermaphrodites : 47,1% au lieu de 32,9%.

Il semble donc, en fin de compte, que les capitules femelles soient supérieurs aux capitules hermaphrodites quant à la fertilité des akènes, et cela de 15% en moyenne. Quoi qu'il en soit, si c'est déjà là un phénomène d'une importance capitale, ce qui nous intéresse encore davantage, c'est ce défaut de fertilité par rapport à la valeur théorique de 100%.

Les résultats acquis jusqu'ici, grâce à l'emploi de la méthode morphologique appliquée à *Knautia arvensis*, sont donc les suivants : les pieds à capitules hermaphrodites, comme les pieds à capitules femelles, produisent indifféremment les trois catégories d'akènes : I akènes normaux; II akènes à tendance parthénocarpe et III pistils ayant peu ou pas évolué.

Pour les akènes provenant de pieds appartenant aux deux formes sexuelles, c'est la somme II + III qui l'emporte sur I; et, dans cette somme II + III, c'est III qui l'emporte sur II. Si on étudie un grand nombre de capitules, ce qui permet d'obtenir des valeurs moyennes, la fertilité des femelles se montre supérieure à celle des hermaprodites.

Mais, avant d'aller plus loin dans la discussion et l'interprétation des faits que nous révèle l'observation chez *Knautia arvensis* : phénomènes qui, dès maintenant, paraissent très complexes, nous allons nous adresser à d'autres espèces de la même famille, et voir, dans les tableaux suivants, comment elles se comportent au point de vue de la fertilité du pistil.

Comment se comportent d'autres espèces de Dipsacacées, quant a la fertilité de leur pistil, évaluée par la méthode morphologique

Scabiosa Columbaria.

Des évaluations analogues à celles qui concernent *Knautia arvensis* ont été faites sur *Scabiosa Columbaria* (Cette espèce est gynodioïque). Nous avons opéré sur des lots de 10 capitules chacun, et nous les répartirons en fertiles (ceux qui sont conformés normalement : I) et en stériles (II + III) : l'expérience ayant montré qu'il est superflu ici de faire une distinction entre II et III (*fig.* 38). — Ces évaluations se rapportent à des capitules pris au hasard sur des pieds morphologiquement hermaphrodites, et ont été effectuées en fin août et début septembre 1934.

Tableau

Etude morphologique de la fertilité du pistil chez Scabiosa Columbaria *hermaphrodite.*

Numéros	Nombre de capitules examinés	Nombre d'akènes examinés 5.248	Catégories d'akènes en %	
			I	II + III
1	10	555	88,4	11,9
2	10	629	87,7	12,8
3	10	578	86,2	14,2
4	10	685	90,9	9,7
5	9	547	77,5	22,8
6	10	555	83,3	16,9
7	10	545	81,9	19,2
8	10	495	80,6	19,6
9	10	659	83,3	17,1

Donc, sur un ensemble de 5.248 akènes mûrs et pistils non évolués fournis par 89 capitules hermaphrodites de *Scabiosa Columbaria*, nous avons enregistré, au moyen de la méthode morphologique, une moyenne de fertilité de 84,4%, c'est-à-dire une valeur très élevée par rapport à celle qui nous a été fournie par *Knautia arvensis*. Les oscillations sont d'amplitude plutôt faible, puisque nous avions affaire à des moyennes.

Knautia silvatica.

1.123 akènes mûrs ou pistils non évolués (*fig.* 39) provenant d'un lot de 50 capitules fructifères de *Knautia silvatica* hermaphrodite (cette espèce est gynodioïque), se sont montrés composés comme suit : I : 48,3%; II : 18,6%; III : 34%; soit environ une moitié de féconds et l'autre moitié de stériles.

Cephalaria tatarica.

Une évaluation analogue a été faite en septembre 1934, sur un lot de 14 capitules de *Cephalaria tatarica* hermaphrodite. Les 1.297 akènes mûrs ou pistils non évolués (*fig.* 40) se répartissent en I = 50,2%; II = 4,70%; III = 45,4% : résultats qui se rapprochent sensiblement de ceux fournis par *Knautia silvatica*.

Les espèces que nous venons de passer en revue (*Knautia arvensis, Knautia silvatica, Scabiosa Columbaria* et *Cephalaria tatarica*) ont été reconnues (p. 11) gynodimorphes. Une exception doit être signalée cependant ici, c'est celle qui a trait à *Cephalaria tatarica*. Cette dernière espèce n'étant pas indigène en France, un nombre limité d'individus ont pu être analysés en vue de la connaissance de la sexualité. Toutefois, nous avons réussi à mettre en évidence l'*andromonœcie* (p. 69); par contre nous n'avons jamais rencontré chez cette espèce des fleurs unisexuées femelles.

Dipsacus silvestris.

Nous avons jugé opportun de comparer les résultats précédents, fournis par des espèces gynodimorphes ou androdimorphes, à ceux obtenus dans l'étude d'une espèce

de fleurs uniquement hermaphrodites. A cet effet, nous avons fait porter notre choix sur *Dipsacus silvestris* : les résultats acquis sont consignés dans le tableau suivant :

Etude morphologique de la fertilité du pistil chez Dipsacus silvestris.

Numéros	Nombre de capitules examinées	Nombre d'akènes examinés 4.648	Différentes catégories d'akènes en %		
			I	II	III
1	1	888	88,4	11,7	
2	1	882	91,7	9,9	
3	1	871	89,2	10,8	néant
4	1	601	91,7	8,9	
5	1	793	94,3	7,06	
6	1	613	91,7	8,1	

Nous remarquons que l'ensemble des 4.648 fruits fournis par six capitules fructifiés de *Dipsacus silvestris*, comprenait 91,1% d'akènes fertiles. De plus, les akènes stériles n'appartenaient qu'à la série II; aucun akène ne correspondait à la série III.

Pour mieux pouvoir comparer les résultats fournis par l'étude des capitules fructifiés des espèces étudiées, nous allons grouper les moyennes en un même tableau.

Numéros	Espèces	Nombre d'akènes étudiés	Fertilité moyenne en %
1	*Dipsacus silvestris*	4648	91,1
2	*Knautia silvatica* hermaphrodite....	1123	48,3
3	*Cephalaria tatarica*.....	1297	50,2
4	*Scabiosa Columbaria* hermaphrodite.	5248	84,4
5	*Knautia arvensis* femelle	6813	40,1
6	*Knautia arvensis* hermaphrodite....	9996	25,8

Ce tableau, qui résume les résultats consignés dans les tableaux antérieurs, nous permet de constater qu'il y a un rapport très apparent *entre la forme sexuelle d'une espèce et la conformation des akènes*. Chez *Dipsacus silvestris* (n° 1), espèce à fleurs hermaphrodites où la gynodiœcie n'a jamais été constatée, le pourcentage de fertilité est le plus élevé. En effet, aucune autre espèce du tableau n'arrive à des valeurs aussi élevées. D'ailleurs, toutes les autres ont été reconnues gynodimorphes ou androdimorphes (*Cephalaria tatarica*).

Un cas particulier, cependant, semble être celui de *Scabiosa Columbaria*, dont la moyenne de fertilité dépasse de beaucoup celles fournies par les autres espèces

gynodimorphes. Mais nous verrons plus loin (p. 88) ce que signifie cette fertilité élevée chez *Scabiosa Columbaria*. *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica*, espèces nettement gynodimorphes, ont des valeurs très inférieures. Il est également très curieux de remarquer que *Cephalaria tatarica*, dont la sexualité n'a pas été étudiée d'une façon aussi ample, vient se placer à côté de *Knautia silvatica* dont nous connaissons les trois sortes d'individus.

Des études semblables ont été effectuées sur d'autres espèces de la famille des Dipsacacées, et nous avons pu établir que *Dipsacus laciniatus* (*fig.* 41) et *Dipsacus pilosus* (*fig.* 42) se comportent comme *Dipsacus silvestris* : la très grande majorité des akènes est constituée normalement, une infime minorité seulement est constituée par des akènes morphologiquement avortés. Or, ces deux espèces n'ont jamais été trouvées gynodimorphes. — D'autre part l'examen des capitules mûrs d'espèces gynodimorphes comme *Succisa pratensis* (*fig.* 43), *Scabiosa maritima*, *Scabiosa graminifolia*, *Knautia hybrida* et *Knautia orientalis*, nous a montré la présence, à côté d'akènes normalement constitués, de fruits avortés, et cela en proportion plus ou moins grande.

Faut-il conclure de là que les espèces de Dipsacacées gynodimorphes ont obligatoirement deux ou trois catégories d'akènes, c'est-à-dire un pourcentage très élevé de fruits stériles?

Un fait très important, et qui a déjà retenu notre attention antérieurement, est la différence entre la fertilité des deux formes sexuelles (hermaphrodite et femelle) d'une même espèce : la forme femelle de *Knautia arvensis*, par exemple, nous montre une moyenne de 40 % d'akènes bien constitués, alors que la forme hermaphrodite ne révèle que 25,8 %. Est-il donc exact que la forme femelle est plus fertile que la forme hermaphrodite?

Avant de tirer des conclusions relativement à l'état du pistil chez ces plantes et, notamment, relativement à son état sexuel réel, nous allons, pour être plus ferme dans nos conclusions, vérifier les données obtenues grâce à l'emploi de la méthode morphologique, par une *méthode biologique*. Au lieu d'examiner les akènes macroscopiquement, nous les avons fait germer et observés jusqu'à l'obtention de jeunes plantes de quelque centimètres de hauteur. Nous donnerons les résultats obtenus et comparerons les nombres fournis par les deux méthodes.

MÉTHODE BIOLOGIQUE

La *méthode biologique*, à laquelle nous avons fait appel, constitue le contrôle, la vérification, des résultats obtenus par la méthode morphologique.

Nous avons dit plus haut que la faculté, pour un akène, de germer et de donner naissance à une jeune plante, est la meilleure preuve de l'intégrité de l'appareil sexuel femelle. Mais l'inverse n'est pas rigoureusement exact : une graine qui ne lève pas dans un milieu déterminé ne doit pas, dans tous les cas, être considérée comme stérile. Nos expériences ultérieures (p. 96) le montreront. — Par conséquent, la méthode biologique de la germination qui, de prime abord, paraît être de beaucoup la meilleure, pèche cependant par ce fait qu'elle augmente la complexité du problème, en introduisant un nouveau facteur : celui de la physiologie de la germination. D'où la nécessité de recourir à deux méthodes se complétant l'une l'autre : la méthode morpho-

logique, seule, nous laisse ignorer si les fruits de constitution apparemment normale possèdent, absolument tous, les qualités nécessaires à la germination et au développement de la jeune plante; inversement la méthode biologique ne nous dit pas si, parmi les fruits semés, il n'y a que ceux qui germent qui sont de bonne constitution.

Pour éliminer autant que possible l'influence du milieu extérieur, et pour avoir des résultats comparables, nous avons opéré dans des conditions toujours les mêmes : les akènes cueillis au cours de l'été ou en automne, suivant l'espèce, sont conservés pendant l'hiver. Au printemps suivant, février ou mars, les akènes sont mis dans des pots remplis de terreau. Pendant un mois ou six semaines, suivant les espèces, ces pots de germination sont maintenus dans un châssis à une température oscillant entre 10° et 16°. — Cette température relativement constante a été obtenue grâce à un chauffage électrique fonctionnant jour et nuit. L'eau nécessaire à la germination a été fournie par deux arrosages effectués matin et soir. Les jeunes plantes ayant atteint une hauteur de plusieurs centimètres, hauteur dépendant d'ailleurs de l'espèce considérée, nous avons procédé à leur numération. Connaissant ainsi le nombre d'akènes qui ont germé, et connaissant aussi le nombre d'akènes semés, nous avons calculé le pourcentage de fertilité.

Les questions auxquelles nous aurons à répondre se ramènent à deux, et se superposent à celles que nous nous sommes posées à propos de la méthode morphologique. Elles sont relatives : 1° à la fertilité des akènes dans les diverses formes sexuelles d'espèces gynodimorphes; 2° à la fertilité chez les espèces non gynodimorphes.

Il est évident que la méthode biologique de germination ne pourra pas nous renseigner sur l'existence des deux catégories d'akènes stériles (II + III) que nous avons distinguées dans l'application de la méthode morphologique. La méthode que nous allons employer dès maintenant, nous met en face d'un résultat brut concernant les proportions relatives des akènes fertiles et des akènes stériles.

Ces expériences ont été réalisées pendant trois années consécutives, sur différentes espèces de Dipsacacées gynodimorphes et non gynodimorphes.

La Fertilité des akènes chez les espèces gynodimorphes (Méthode biologique).

Les espèces gynodimorphes étudiées en vue de la connaissance du degré de fécondité de leurs pistils sont : *Knautia silvatica*, *Scabiosa Columbaria*, *Knautia arvensis*, *Succisa pratensis* et *Cephalaria tatarica*.

Knautia silvatica.

Réalisant des cultures pédigrées sur cette espèce, en vue de l'établissement des lois qui régissent la descendance des différentes formes sexuelles (p. 192), nous avons, en même temps, étudié le degré de fertilité des akènes. A cet effet, nous avons constitué trois lots, en ayant soin de récolter l'ensemble des akènes mûrs et pistils non évolués d'un capitule fructifère, quelle que soit leur conformation morphologique : chose essentielle, sans quoi nos pourcentages perdraient tout leur sens. Ces fruits ont été *cueillis*, la première fois, au cours de l'été 1933, *comptés* et *semés* le 26 février 1934. Le 27 avril, donc après une durée de germination de 61 jours, les jeunes plantes

ont été comptées. Connaissant ainsi le nombre de fruits semés d'une part, et le nombre de plantes germées d'autre part, nous avons calculé le pourcentage de fertilité.

Des trois lots étudiés, deux provenaient de pieds hermaphrodites; le troisième de pieds femelles. Ce fait nous permet donc d'étudier à la fois la fertilité chez l'*espèce* et la fertilité en fonction du *sexe*.

Etude biologique de la fertilité du pistil chez Knautia silvatica.

Numéros	Sexe	Nombre des akènes semés	Nombre des akènes germés	Fertilité en %
1	hermaphrodite	350	49	14,-
2	hermaphrodite	230	27	11,7
3	femelle	200	33	15,15

Le premier fait qui frappe notre attention, est ce faible pourcentage de fertilité que cette méthode biologique nous fait connaître; elle n'a plus rien de commun avec la fertilité d'environ 50% obtenue au moyen de la méthode morphologique (p. 81). Aussi, nous nous voyons amené à conclure que parmi les akènes considérés comme « *bons* » à l'aide de la méthode morphologique, il y en avait qui étaient de constitution déficiente.

Si donc la fertilité globale des akènes est faible, y a-t-il une variation en fonction du sexe? Retrouvons-nous chez *Knautia silvatica* examiné biologiquement, ce que nous avons vu morphologiquement chez *Knautia arvensis* : à savoir, un pourcentage de fécondité plus élevé chez les pieds unisexués femelles. Entre la valeur 15,15% se rapportant au lot des pieds femelles, et les valeurs 14% et 11,7% se rapportant à deux lots hermaphrodites, la différence paraît minime. Si la valeur des femelles domine, celle fournie par le lot 1 est très voisine. Ce fait, que nous ne pouvions interpréter autrement, en 1934, qu'en disant que les fertilités des deux sexes, hermaphrodite et femelle, se confondent chez *Knautia silvatica*, s'est éclairci en 1935, grâce aux examens méthodiques et périodiques auxquels nous avons soumis l'ensemble des pieds de *Knautia silvatica*.

Au cours de l'été 1935, nous avons reconnu que les deux lots de 350 et 230 akènes ne provenaient pas de pieds rigoureusement hermaphrodites. Si ces individus ont été pris pour hermaphrodites jusqu'à ce jour, c'est que nous n'avions pas vérifié leurs états sexuels pendant toute leur floraison durant les années 1933 et 1934 (p. 52). Or, grâce aux études de M. Correns sur *Saturcia* et d'autres espèces, grâce à nos recherches personnelles en 1935 sur *Knautia silvatica* (p. 51), nous nous sommes rendu compte que le sexe d'une plante gynodimorphe ne peut être établi d'une façon définitive, que si l'état sexuel de cette plante a été étudié plusieurs fois à des intervalles rapprochés; et cela, non seulement au cours d'une époque de floraison, mais de préférence pendant plusieurs années de suite. De cette façon, nous

ne nous exposons pas au danger de prendre pour hermaphrodite ou femelle un individu gynomonoïque qui, à ce moment, se trouvait justement au stade hermaphrodite ou au stade femelle : erreur souvent commise par nous et d'autres, notamment par Willis (1893, **158**) qui crut transplanter dans son jardin un pied femelle d'*Origanum* : l'année suivante cet individu produisit autant de fleurs hermaphrodites qu'un pied hermaphrodite normal. C'est donc que Willis avait transplanté un pied gynomonoïque au stade femelle.

Le lot de 350 akènes provenait d'un ensemble de six pieds (nos 1, 2, 3, 4, 5, 6) qui, en 1935 (p. 53), ont été tous, sauf le pied 6 qui était hermaphrodite, reconnus gynomonoïques; et encore, en 1936, ce pied 6 s'est-il révélé gynomonoïque.

De même le lot de 230 akènes, au lieu de provenir d'un ensemble de pieds rigoureusement hermaphrodites, provenait d'un ensemble de cinq pieds (nos 7, 14, 15, 24, 25, p. 53) qui, en 1935, ont tous été reconnus gynomonoïques. Donc, croyant examiner la fertilité comparée entre individus hermaphrodites et individus femelles, nous avions, à notre insu, comparé la fécondité de pieds gynomonoïques à celle de pieds femelles. Nous ajoutons que le lot de 200 akènes provenait d'un ensemble de 14 pieds (nos 8, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23) qui se sont montrés femelles continuellement (p. 45), non seulement en 1935, mais dès leur premier été de floraison (1933) et en 1934 et 1936. Donc, entre la fertilité de pieds gynomonoïques et la fertilité de pieds femelles de *Knautia silvatica*, il ne semble pas y avoir une grande différence : 14% et 11,7% pour les premiers, 15,15% pour les seconds; différence qui est de l'ordre de grandeur des erreurs expérimentales.

Notre conclusion, à savoir que la fertilité des gynomonoïques se confond, à peu de chose près, avec celle des femelles, s'explique, car nous savons que les individus gynomonoïques (p. 51) semblent orientés vers l'unisexualité femelle. Ce sont des femelles en puissance; ce qui chez eux est attaqué, frappé de régression, ce n'est pas le pistil, mais l'androcée. Il semble donc logique que des pieds gynomonoïques se comportent comme des pieds unisexués femelles, en ce qui concerne la fécondité du pistil. Nous appuyons notre conclusion par celle de M. Correns (1907, **29**, p. 159), disant que l'on comprend facilement que, chez *Satureia hortensis*, dont on ne connaît que des pieds gynomonoïques et femelles, il n'y ait pas de différence réelle dans leur fertilité.

Donc, la fertilité globale est faible chez *Knautia silvatica*. La fertilité des deux formes sexuelles, gynomonoïque et femelle, est du même ordre de grandeur, ce qui nous paraît parfaitement logique.

Scabiosa Columbaria.

Les essais de germination ayant pour but l'étude de la fertilité des fruits de *Scabiosa Columbaria*, et la comparaison avec les résultats fournis par la méthode morphologique, ont été effectués à deux reprises. Cueillis en septembre 1934 et 1935, les akènes ont été mis en terre le 14 mars 1935 d'une part, et le 20 février 1936 d'autre part. Après une durée de germination d'un mois dans les conditions indiquées ci-dessus (p. 84), on a procédé à la numération des jeunes plantes. Connaissant le nombre de fruits semés, nous avons pu établir le pourcentage de fécondité de cette espèce. Ces essais de détermination biologique n'ont été effectués que sur la forme

sexuelle hermaphrodite. Nous n'avons eu l'occasion d'examiner, ni la forme femelle ni la forme gynomonoïque. Les lots d'akènes semés proviennent : soit de plusieurs capitules fructifères (ce qui nous amène à une valeur moyenne); soit d'un seul capitule, ce qui nous permet de connaître la fertilité d'un capitule pris individuellement, et les variations de cette fécondité d'un capitule à l'autre. Nous ferons remarquer de plus que, dans tous les cas, qu'il s'agisse d'un lot d'akènes provenant de plusieurs capitules ou d'un seul, tous les fruits ou pistils plus ou moins avortés quelle que fut leur conformation morphologique, ont été pris en considération. Le nombre des capitules constituant un lot n'a pas toujours été déterminé. Les résultats de ces expériences sont résumées dans le tableau ci-dessous.

Etude biologique de la fertilité du pistil chez Scabiosa Columbaria *hermaphrodite.*

Numéros	Nombre de capitules ayant fourni les akènes	Nombre d'akènes semés	Nombre d'akènes germés	Akènes germés en %	Moyennes en %
1	divers	495 { I 80,6% II 19,6% }	234	47,2	
2	divers	659 { I 83,3% II 17,1% }	279	42,3	
3	divers	604	155	25,6	
4	divers	706	285	40,3	
5	divers	522	208	39,8	
6	divers	582	184	31,6	
7	divers	569	94	16,5	36,5
8	divers	835	442	52,9	
9	divers	983	336	34,1	
10	divers	723	174	24,–	
11	divers	863	296	34,2	
12	10	538	261	48,5	
13	9	835	328	39,2	
14	10	670	236	35,2	
15	1	67	43	64,1	
16	1	77	61	79,2	
17	1	114	32	28,–	
18	1	79	42	53,1	46,–
19	1	79	27	34,1	
20	1	71	23	32,3	
21	1	132	42	31,8	

Les renseignements fournis par ce tableau sont multiples. — Les akènes correspondant aux lots numéro 1 et numéro 2 ont été cueillis en septembre 1934 et semés en mars 1935; les akènes correspondant aux numéros 3, 4, 5, 6, 7 et 15 ont été cueillis à la même date, donc en septembre 1934, mais la mise en terre n'a été effec-

tuée que le 20 février 1936. Par conséquent, alors que les premiers n'ont séjourné au laboratoire que six mois, ceux de la deuxième catégorie ont été maintenus à l'état de vie ralentie pendant 17 mois. Toutefois, si on compare leur degré de fécondité, on ne distingue aucune différence essentielle. Le pouvoir germinatif est donc resté intact.

Les lots de 495 et 659 akènes, correspondant aux numéros 1 et 2, ont été soumis à un examen morphologique analogue à celui de la p. 80. Cet examen a permis de distinguer 80,6% d'akènes fertiles et 19,6% de stériles pour le numéro 1; 83,3% d'akènes fertiles et 17,1% de stériles pour le numéro 2. Ce sont donc des valeurs entièrement superposables à celles fournies par l'étude antérieure (p. 80), où la moyenne des fruits fertiles a été de 84,4%. — Or, si l'on compare la fertilité obtenue à l'aide de la méthode morphologique à celle obtenue par la méthode biologique de germination, on est frappé par la grande différence qui les sépare. Au lieu d'une moyenne de fertilité de 84,4%, nous n'enregistrons que 36,5%; c'est-à-dire une différence de 47,9% : phénomène parallèle à celui que nous avons constaté pour *Knautia silvatica*, et qui doit relever de la même cause. Toutefois, si on considère la fertilité de capitules pris individuellement, on peut constater (nos 15 et 16), que la fécondité avoisine immédiatement (no 16) les valeurs trouvées par voie morphologique.

Nous voyons là un indice en faveur de cette hypothèse, déjà développée à propos de *Knautia silvatica*, que si des fruits de constitution apparemment normale ne lèvent pas, c'est qu'il faut accuser leur constitution intime. Car nous ne pouvons aller jusqu'à admettre que si, de deux fruits de même apparence normale cueillis et semés dans des conditions identiques (même terre, même température...), l'un ne germe pas alors que l'autre se développe en une plante normale, c'est l'action du milieu extérieur qui entre en ligne de compte. Cette absence de germination est plutôt due à une déficience inhérente à la graine elle-même. Nous nous voyons là en face d'une catégorie d'akènes que l'examen purement morphologique n'a pas permis de distinguer, puisque ces akènes se confondaient extérieurement avec ceux de la rubrique I. Ce que l'étude morphologique n'a pas permis d'entrevoir, la méthode biologique appliquée aux capitules pris individuellement, a permis de l'élucider. — Nous pouvons donc dire qu'entre les akènes (II) à tendance parthénocarpe et les akènes normaux (I), il y a toute la série des intermédiaires, dont une partie échappe à un examen purement organoleptique, puisque nous sommes incapable de distinguer un akène normal d'un autre qui lui est identique extérieurement.

Si la différence existant entre les pourcentages de fertilité des deux séries (1 à 14 et 15 à 21) paraît appréciable, elle ne peut plus nous étonner, puisque la deuxième série nous renseigne sur la fertilité de sept capitules considérés *isolément*, alors que dans la première série chaque résultat est à rapporter à un ensemble de plusieurs capitules fructifères. Nous aboutissons donc, dans ce dernier cas, à une valeur moyenne. L'ensemble de la deuxième série nous rapportant les oscillations individuelles, doit être comparé à l'un des quatorze lots composant la première.

Knautia arvensis.

Nos recherches en vue de la connaissance, par la méthode biologique, du degré de fertilité du pistil chez *Knautia arvensis*, ont été effectuées à deux reprises. Les akènes cueillis en septembre 1934 et en septembre 1935 ont été semés, les uns le

14 mars 1935, les autres le 20 février 1936. De la sorte, la durée de la vie latente n'a jamais dépassé six mois. Après un mois de séjour au châssis maintenu à 12°-16°, on a procédé à la numération des jeunes plantes, et on a dressé le pourcentage de fécondité relatif à cette espèce. Contrairement à l'espèce précédente, cette fécondité a été étudiée en fonction des forces sexuelles femelle et hermaphrodite. De même, chaque lot d'akènes, avant d'être mis en terre, a été analysé au point de vue morphologique. Le résultat de cette analyse a été comparé à celui fourni par la méthode biologique. L'application de deux méthodes d'analyse à un même lot de fruits, donne plus de valeur à l'étude comparée des résultats. Nous avons opéré sur des lots comportant vingt-cinq capitules, pour obtenir une valeur moyenne de la fécondité; et sur des lots constitués seulement par l'ensemble des akènes fournis par un seul capitule : le résultat nous renseignera sur les variations individuelles d'un capitule à l'autre.

Les résultats de nos investigations sont résumés dans le tableau suivant :

Etude biologique de la fertilité du pistil chez Knautia arvensis *hermaphrodite.*

Numéros	Nombre de capitules par lot	Nombre d'akènes semés	Fertilité en %		Moyenne en %	
			Morphologique	Biologique	Morphologique	Biologique
1	44	1628	27,-	10,07		
2	25	1110	23,9	9,7		
3	25	1169	30,9	12,8		
4	25	887	14,5	1,6		
5	25	897	27,7	7,1	25,8	7,36
6	25	1029	29,1	2,6		
7	25	887	28,9	9,3		
8	25	1182	19,2	0,84		
9	25	1207	31,5	12,3		
Etude biologique de la fertilité du pistil chez Knautia arvensis *femelle.*						
10	25	1147	37,6	8,8		
11	25	1177	33,3	9,3		
12	25	1090	42,5	8,9	41,2	13,2
13	25	828	44,2	18,4		
14	25	952	55,5	26,-		
15	25	762	34,01	8,3		

L'étude de la fertilité du pistil sur des capitules *pris isolément* nous a appris, au moyen de la *méthode biologique,* qu'elle est très variable, qu'elle diffère d'un capitule à l'autre et cela dans des proportions considérables. Ainsi, des capitules de *Knautia arvensis* hermaphrodite considérés individuellement, nous ont donné des valeurs oscillant entre 0 et 66,6%, en passant par des intermédiaires comme 1,7%; 15%; 28%; 41%; 52%. Aussi, pour se faire une idée exacte de la fertilité de cette espèce, et sur-

tout pour dresser un tableau comparatif entre la fertilité des deux formes sexuelles hermaphrodite et femelle et en tirer des conclusions valables, force est d'examiner un grand nombre de capitules et d'akènes provenant des deux formes sexuelles, d'en faire les moyennes et de comparer. Ainsi, pour l'étude de la forme hermaphrodite de *Knautia arvensis*, nous avons examiné le sort de 9.996 akènes portés par un ensemble de 244 capitules. Il est évident que, pour un nombre aussi élevé de capitules et d'akènes, les variations individuelles s'évanouissent, et que la valeur moyenne de 7,36% obtenue au cours de nos neuf opérations successives, représente une donnée qui peut être regardée comme définitive.

Quand on parcourt la colonne des résultats fournis par la *méthode biologique*, on s'aperçoit que, parmi ces résultats, il y a encore une marge de variation assez sensible allant de 0,84% à 12,8%. Ce phénomène s'explique par l'*extrême variabilité* dans la fertilité des capitules considérés individuellement : fait déjà signalé ailleurs (p. 77). De même que pour *Scabiosa Columbaria* et *Knautia silvatica*, nous constatons dans le cas de *Knautia arvensis* hermaphrodite, que les valeurs fournies par la *méthode biologique* sont largement inférieures à celles fournies par la *méthode morphologique* : au lieu d'une moyenne de fertilité de 25,8%, nous en enregistrons une de 7,36%, c'est-à-dire une différence d'environ un tiers. Toutefois, ce rapport des moyennes, traduisant un résultat brut, ne nous apprend rien sur l'agencement intime des valeurs fournies par les deux méthodes. Ainsi, pour des valeurs obtenues par la *méthode morphologique*, qui sont assez voisines comme 31,5; 30,9; 29,1; 28,9; 27,7 et 27, les valeurs correspondantes obtenues par la méthode biologique ne sont pas forcément dans le même rapport : si à 31,5 et 30,9 correspondent des valeurs comme 12,3 et 12,8, un rapport de proportion paraît incontestable. Mais, à 29,1, valeur si voisine des deux précédentes, correspond le chiffre de 2,6. Donc aucune régularité ne semble régner.

Avant d'étudier plus à fond cette question, qui se pose pour la forme hermaphrodite comme pour la forme femelle, nous allons considérer le tableau de la page 89, traitant de la fertilité du gynécée chez *Knautia arvensis* femelle. — Pour la même raison que pour la forme hermaphrodite, l'étude d'un grand nombre d'éléments s'impose. Pour se placer au-dessus des oscillations individuelles dues à la grande différence de fertilité d'un capitule à un autre, nous avons appliqué la méthode biologique à un ensemble de 5.956 *akènes* ou pistils plus ou moins avortés, fournis par 150 *capitules* en vue de l'étude de leur pouvoir germinatif. Les valeurs obtenues se meuvent entre deux extrêmes, qui sont 26% et 8,3% de fertilité, c'est-à-dire que la limite inférieure est loin de celle fournie par la forme hermaphrodite (0,84%) et que la limite supérieure dépasse largement celle observée (12,8%) pour cette même forme hermaphrodite. Aussi la moyenne des valeurs est-elle sensiblement plus élevée pour la forme femelle que pour la forme hermaphrodite : 13,2% au lieu de 7,36%. Autrement dit, la fertilité comparée des deux formes sexuelles (à condition d'opérer sur un nombre très élevé d'akènes; ce qui nous permet de nous affranchir des variations individuelles), nous apprend que *la forme unisexuée femelle est plus féconde que la forme hermaphrodite.*

Ce résultat, obtenu grâce à la *méthode biologique*, se vérifie également si on consulte la *méthode morphologique* (p. 80) : à la moyenne de fécondité de 25,8% pour la forme hermaphrodite s'oppose celle de 41,2% pour la forme unisexuée femelle. Or, chose remarquable, entre 25,8 et 41,2 d'une part, entre 7,36 et 13,2 d'autre part, les rapports, si l'on veut bien tenir compte de la marge des oscillations inévitables en matière

biologique, sont les mêmes. Ces deux méthodes nous ont donc amené à des résultats concordants.

Il est d'une importance tout à fait capitale de ne pas confondre ces rapports avec ceux établis dans la dernière rubrique, ainsi qu'avec ceux des moyennes d'une même forme sexuelle. C'est qu'en effet ces deux catégories de rapports ont des significations tout à fait différentes : la première catégorie 41,2/25,8; 13,2/7,36, veut dire que les femelles sont environ deux fois plus fertiles que les hermaphrodites; alors que les rapports 25,8/7,16 et 41,2/13,2, ainsi que ceux de la dernière rubrique, nous renseignent sur ce fait qu'il n'y a aucun rapport simple entre la *fertilité calculée* au moyen de la *méthode morphologique* et la *fertilité trouvée* au moyen de la méthode biologique. Par conséquent, ces rapports ne sont significatifs pour la fertilité comparée, que si numérateur et dénominateur sont des valeurs fournies par la même méthode. C'est ce que nous appelons un *quotient homogène*, par opposition au *quotient hétérogène*, où numérateur et dénominateur sont des valeurs fournies par deux méthodes différentes (dans ce cas : méthode morphologique et méthode biologique). Exemple : *quotient homogène :* 41,2/25,8 ou 13,2/7,36; *quotient hétérogène :* 25,8/7,36 ou 41,2/13,2.

Si nos deux méthodes, *morphologique* et *biologique*, par l'étude comparative de leurs quotients homogènes, nous permettent d'annoncer que la forme femelle est environ deux fois plus fertile que la forme hermaphrodite, il reste à interpréter et à élucider les valeurs fournies par les rapports de la dernière rubrique; autrement dit il reste à interpréter la signification des quotients hétérogènes.

Ces rapports se caractérisent régulièrement par une forte prédominance des valeurs fournies par la méthode morphologique sur celles fournies par la méthode biologique. Ils traduisent ce fait que la première de ces méthodes n'est pas susceptible de discerner un akène mûr normal, d'un autre akène identique au point de vue morphologique, mais frappé de stérilité.

Succisa pratensis.

Nos recherches relatives à la valeur sexuelle de l'appareil femelle de *Succisa pratensis*, n'ont été entreprises qu'une seule fois. C'est au courant du mois de septembre 1935 que nous avons procédé à la récolte de plusieurs lots de fruits de cette scabieuse, et cela à deux endroits différents : 1° dans des prairies humides, entre Molsheim et Altorf, juste avant la coupe du regain; 2° sur des pieds du Jardin Botanique de la Faculté des Sciences de Strasbourg. Les akènes ont été cueillis sur des individus hermaphrodites, femelles et gynomonoïques. Nous avons procédé à la constitution de deux sortes de lots : les uns renfermant les akènes provenant de plusieurs capitules fructifères, les autres ne provenant chacun que d'un seul capitule. Nous savons déjà, par ailleurs, que cette distinction s'impose par suite de la grande variabilité de la fertilité d'un capitule à l'autre : les lots à plusieurs capitules nous renseignant sur la fertilité globale moyenne; les lots à un capitule nous mettant au courant de la variation individuelle de la fertilité. Les akènes de cette espèce ont été conservés au laboratoire jusqu'au 20 février 1936 : donc cinq mois durant. A ce moment, les akènes furent comptés et mis en pots de germination, dans un châssis à température constante. Le 7 avril, donc après un séjour de quarante-six jours en couche chauffée, on a procédé à la détermination de pourcentage de fer-

tilité, en évaluant les jeunes plantes levées. — Le tableau suivant résume les résultats de nos recherches sur *Succisa pratensis*.

Etude biologique de la fertilité du pistil chez Succisa pratensis.

Sexe	Numéros d'ordre	Nombre de capitules ayant fourni les akènes	Nombre d'akènes semés	Nombre d'akènes germés	Fertilité en %	Moyennes en %
☿	16	divers	250	38	15,2	24,5
	17	divers	320	52	16,2	
	18	divers	645	288	44,6	
	19	divers	950	279	29,3	
	20	divers	388	94	24,2	
	21	divers	276	65	23,5	
	22	divers	480	89	18,5	
	23	1	73	17	23,2	31,1
	24	1	64	16	25,–	
	25	1	50	15	30,–	
	26	1	88	9	10,2	
	27	1	61	41	67,2	
♀	28	divers	131	92	70,2	37,8
(♀ ☿)	29	divers	200	70	35,–	
(♀ ☿)	30	divers	206	84	40,7	

La vérification biologique de la fertilité, effectuée sur 3.309 *akènes* provenant d'un grand nombre (non déterminé) de capitules, nous a amené à une valeur moyenne de fécondité de 24,5%. Dans le détail de chaque lot de plusieurs capitules (du nº 16 au nº 22), les valeurs oscillent entre 15,2 et 44,6%. L'amplitude de cette variation, si elle n'est pas plus faible que celle observée pour *Knautia arvensis* hermaphrodite (0,84% à 12,8%), s'en distingue néanmoins par les valeurs extrêmes : 0,84%, en particulier, traduisant une stérilité presque totale. De plus, en étudiant des capitules *individuellement*, nous avons pu nous rendre compte que les valeurs ne descendent jamais aussi bas que dans le cas de *Knautia arvensis*. — Le lot numéro 18 a été soumis, en même temps, à un examen macroscopique des akènes : examen d'après lequel nous sommes arrivé à distinguer 63,7% d'akènes fertiles et 36,2% d'akènes stériles, alors que la *méthode biologique* n'a permis de constater qu'une fertilité de 44,6%. Donc, ici, comme partout ailleurs, on constate cette même différence entre les deux méthodes : la méthode morphologique fournissant des valeurs plus élevées.

En ce qui concerne la fertilité en fonction de la forme sexuelle, nous pouvons dire, autant que nos documents nous le permettent, que la moyenne de la fertilité des pieds femelles est supérieure à celle des pieds hermaphrodites. En effet, le numéro 28 est l'équivalent d'un des numéros compris entre 16 et 22, c'est-à-dire une valeur moyenne correspondant à un certain nombre de capitules. Or, nous ne voyons jamais,

entre 16 et 22, une valeur s'approchant, même de loin de 70,2%; la plus rapprochée étant 44,6%. Bien qu'il soit normal de supposer que cette valeur élevée de 70,2% n'eût pas été réalisée dans d'autres évaluations, et que la moyenne eût été très inférieure à cette valeur si nous avions pu les rendre aussi nombreuses que pour la forme hermaphrodite, il est néanmoins frappant de constater que, dès la première expérience effectuée sur des capitules pris *au hasard*, la fertilité soit si élevée. C'est là déjà une forte présomption, mais non pas encore une preuve, que la fécondité des femelles est supérieure à celle des hermaphrodites.

La fertilité des gynomonoïques, étudiée sur un ensemble de 406 akènes provenant de deux lots constitués chacun par plusieurs capitules, nous amène à des valeurs de 35% et 40,7%, c'est-à-dire une moyenne de fertilité de 37,8%. Bien que ces expériences soient en nombre réduit par rapport à celles relatives aux hermaphrodites, la supériorité de fertilité par rapport aux hermaphrodites est manifeste. C'est là un phénomène assez voisin de celui que nous avons pu constater chez *Knautia silvatica*, à savoir que la fertilité des gynomonoïques et celle des femelles sont du même ordre de grandeur.

Même si nos expériences sur les deux formes sexuelles femelle et gynomonoïque, ne sont pas aussi nombreuses que celles relatives à la forme hermaphrodite, il faut néanmoins tenir compte de ce fait qu'au cours de nos récoltes nous avons toujours prélevé les capitules « *au hasard* », sans examen préalable de la conformation morphologique des akènes. Si donc, de tels échantillons « *pris au hasard* » nous amènent à des résultats analogues à ceux obtenus sur les autres espèces, il y a de fortes raisons pour attribuer une grande importance à de tels résultats. — Aussi concluons-nous, en ce qui concerne la fertilité en fonction des formes sexuelles chez *Succisa pratensis*, que la forme femelle se présente comme plus fertile que la forme hermaphrodite.

La forme gynomonoïque s'est montrée, dans nos essais, plus voisine de la forme femelle que de la forme hermaphrodite.

Cephalaria tatarica.

Nos examens ne nous ont pas permis de constater l'existence du gynodimorphisme chez cette espèce étrangère à notre territoire. Nous rappelons que *Cephalaria tatarica* a été vue morphologiquement andromonoïque, au Jardin de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg (p. 69).

Pour cette étude, nous n'avions à notre disposition que les deux individus existant au jardin mentionné plus haut. — En été 1934 et le 1er août 1935, nous avons procédé à la récolte des akènes. Les premiers ont été conservés au laboratoire jusqu'au 14 mars 1935; les seconds jusqu'au 20 février 1936; moment où nous avons procédé à leur semis. Après un mois de séjour au châssis porté à une température comprise entre 12° et 16°, nous avons compté les jeunes plantes. Les akènes ayant été comptés avant la mise en terre, nous en avons déduit le pourcentage de fertilité. Comme de cette espèce nous ne connaissions, au moment de la récolte, que la forme sexuelle hermaphrodite, il ne peut être question d'étudier la fécondité du gynécée en fonction des différentes formes sexuelles : les akènes ayant été cueillis indistinctement. Par contre, nous avons étudié la fertilité d'un *lot de plusieurs capitules*, ainsi que la fertilité de plusieurs capitules pris *individuellement*.

Le tableau ci-dessous nous renseigne sur la fécondité du gynécée de *Cephalaria tatarica*.

Etude biologique de la fertilité du pistil chez Cephalaria tatarica.

Numéros d'ordre	Nombre de capitules ayant fourni les akènes	Nombre d'akènes semés	Nombre d'akènes germés	Fertilité en %	Moyenne en %
28	14	1297	160	12,3	
29	1	132	14	10,6	
30	1	145	27	18,6	
31	1	135	11	8,1	
32	1	123	14	11,3	
33	1	123	22	17,8	11
34	1	108	15	13,8	
35	1	106	6	5,6	
36	1	106	8	7,5	
37	1	134	11	8,1	
38	1	167	15	8,9	

Le lot numéro 28, composé par 1.297 akènes fournis par 14 capitules, a été étudié à la fois morphologiquement et biologiquement. L'étude morphologique a permis de déceler les trois catégories d'akènes que nous avons rencontrées chez *Knautia arvensis* (p. 72), à savoir les akènes normaux (I), les akènes non développés (III) et enfin les akènes intermédiaires (II). Dans le cas présent, nous avons trouvé I = 50,2%; II = 4,7% et III = 45,4%; c'est-à-dire moitié de fertiles et moitié de stériles. Comme dans les études morphologiques antérieures, nous remarquons que III l'emporte sur II. Quant à la comparaison entre les résultats fournis par ces deux méthodes *morphologique* (p. 81) et *biologique*, dans le cas présent de *Cephalaria tatarica*, c'est encore la *méthode morphologique* qui fournit les valeurs les plus élevées. Entre ces résultats, nous voyons à peu près le même rapport que celui déjà constaté à propos de *Knautia silvatica* (p. 85). Si nous considérons la fertilité par capitules pris *individuellement*, nous voyons que la fertilité ne s'éloigne pas beaucoup de la moyenne de 11%. En effet, la valeur la plus forte est 18,6% alors que la plus faible est 5,6% : chaque capitule de *Cephalaria* a donc, en moyenne, le même nombre d'akènes fertiles.

Remarquons, en outre, la concordance entre les deux séries d'opérations : en effet, si nous comparons l'ensemble des expériences des numéros 29 à 38, c'est-à-dire dix capitules ayant porté 1.279 akènes, à l'expérience numéro 28, nous voyons que le pourcentage de fertilité est, à peu près, du même ordre de grandeur dans les deux cas.

Ce qui mérite d'être retenu dans le cas de cette espèce, c'est la faible fertilité du gynécée : phénomène qui nous a incité à rapprocher *Cephalaria tatarica* d'espèces comme *Knautia silvatica* et *Knautia arvensis*, où la fertilité du gynécée se meut entre des valeurs à peu près semblables.

La valeur sexuelle de l'appareil femelle chez les Dipsacacées non gynodimorphes.

Les Dipsacacées non gynodimorphes soumises à l'examen biologique de la valeur fonctionnelle de leur pistil, appartiennent à trois espèces du genre *Dipsacus : Dipsacus silvestris, laciniatus* et *pilosus*. Nous savons (p. 13) qu'elles ne montrent aucune tendance vers la stérilité de l'androcée qui, dans tous les cas examinés (plusieurs milliers de fleurs), s'est montré constitué normalement au point de vue morphologique. Le gynécée se comporte-t-il de même?

Dipsacus silvestris.

La récolte des akènes de cette Dipsacacée a été effectuée en septembre 1934. Chaque lot ne renfermait que le total des akènes fournis par un seul capitule. Les akènes dénombrés ont été mis en terre le 14 mars 1935. Après un mois de séjour au châssis, à la température de 12° à 16°, nous avons compté les jeunes plantes. Le tableau ci-dessous nous renseigne sur le degré de fertilité du gynécée. Avant la mise en terre, les akènes ayant été examinés par la méthode morphologique, nous sommes à même de comparer les résultats fournis par les deux méthodes.

Etude morphologique et biologique de la fertilité du pistil chez Dipsacus silvestris.

Numéros d'ordre	Nombre d'akènes semés	Nombre d'akènes germés	Fertilité en %		Moyenne	
			Morphologique	Biologique	Morphologique	Biologique
39	601	465	91,7	77,3	91,1	85,9
40	613	524	91,7	85,4		
41	871	754	89,2	86,5		
42	793	725	94,3	91,4		
43	882	797	91,7	90,3		
44	888	752	88,4	84,6		

Ce tableau relatif à une Dipsacacée non gynodimorphe est *essentiellement différent* des précédents. Non seulement la fertilité évaluée au moyen de la méthode biologique est très élevée : sur 4.648 fruits semés 4.017 ont levé; mais encore les résultats fournis par les deux méthodes sont assez voisins.

Dipsacus laciniatus.

En septembre 1935, nous avons récolté l'ensemble des akènes portés par six capitules de *Dipsacus laciniatus*. Comme pour l'espèce précédente, nous nous sommes proposé d'étudier l'état fonctionnel de l'appareil sexuel femelle de chaque capitule pris séparément. Les akènes, une fois dénombrés, ont été mis en terre le 20 février 1936. Après un mois de séjour dans le châssis porté à une température comprise

entre 12° et 16°, nous avons compté les jeunes plantes levées. Les résultats sont inscrits dans le tableau ci-dessous.

Etude biologique de la fertilité du pistil chez Dipsacus laciniatus.

Numéros d'ordre	Nombre d'akènes semés	Nombre d'akènes germés	Fertilité en %	Moyenne
45	715	680	95,1	84,7
46	906	694	76,6	
47	753	683	90,7	
48	678	633	93,3	
49	555	339	61,–	
50	810	742	91,6	

Comme pour *Dipsacus silvestris*, chez *Dipsacus laciniatus* la fertilité des fruits est élevée. En effet, sur 5.417 akènes, 3.781 ont levé. La fécondité, considérée pour chaque capitule pris individuellement, est du même ordre de grandeur que celle observée dans le cas de *Dipsacus silvestris*. Les valeurs oscillent entre 76,6 et 95,1%. Il n'y a que la valeur du numéro 49 qui semble être en dehors de la marge des variations. Malgré cela, la valeur de 84,7% représentant la moyenne des pourcentages de fertilité des capitules, se confond avec celle obtenue pour *Dipsacus silvestris :* 85,9%. Nous pouvons donc dire que *Dipsacus laciniatus*, au point de vue de la fécondité de son appareil femelle, se comporte rigoureusement comme l'espèce D. *silvestris*.

Dipsacus pilosus.

Les akènes mûrs de *Dipsacus pilosus* ont été récoltés au mois de septembre 1935, sur des individus peuplant les forêts humides situées à gauche de la route de Sélestat à Markolsheim, à 3 kilomètres environ de la première localité.

Les akènes, répartis en 7 lots, constitués chacun par l'ensemble des akènes de plusieurs capitules, ont été conservés au laboratoire jusqu'au 20 février 1936, jour de leur mise en pot de germination. Au moment où les autres fruits, notamment ceux des espèces du même genre (*Dipsacus silvestris* et *Dipsacus laciniatus*), avaient donné naissance à de jeunes plantes susceptibles d'être comptées, les akènes de *Dipsacus pilosus* ne montraient aucun indice de germination. Au mois de mai 1936, ces akènes n'étaient pas plus avancés; ils ne l'étaient pas davantage au mois d'août de la même année. Or, nous avons vu plus haut (p. 83) à propos de l'examen morphologique, que les fruits de cette espèce se comportent rigoureusement comme ceux de *Dipsacus silvestris* et *laciniatus :* c'est-à-dire que la grande majorité (90% environ) étaient de constitution normale (voir *fig.* 42), et que rien ne permettait de prévoir un échec aussi complet de la *méthode biologique*. — Pourquoi ces deux méthodes, qui donnaient des résultats si nettement superposables dans le cas de *Dipsacus silvestris*

et *Dipsacus laciniatus*, sont-elles en désaccord aussi marqué pour *Dipsacus pilosus*? A notre avis, il faut faire intervenir ce facteur auquel nous avons fait allusion au début de cette étude (p. 83), à savoir le milieu extérieur. Si nos fruits de *Dipsacus pilosus* n'ont pas levé, c'est qu'un ensemble de conditions ne lui convenaient pas. Parmi ces conditions, incriminons d'abord le sol. Nous avons dit (p. 84) que nos germinations ont été pratiquées dans des pots à terreau à une température oscillant entre 12° et 16°. Or, les milieux utilisés par nous doivent être fort différents de ceux réalisés dans le sol des forêts humides. Si donc nos essais de germination des akènes de *Dipsacus pilosus* n'ont pas été couronnés de succès, nous n'incriminons aucunement la vitalité de ces akènes qui, pour la grande majorité (90%), étaient de conformation normale. Nous croyons plutôt que, si ces fruits ne germaient pas, c'est parce que nous n'avons pas su leur offrir des conditions favorables.

INTERPRÉTATIONS ET CONCLUSIONS

Nos recherches effectuées à l'aide des méthodes *morphologique et biologique* nous ont fourni des renseignements intéressants concernant l'appareil femelle des Dipsacacées en général. Elles ont permis de confirmer, une fois de plus, qu'il convient de faire des espèces de cette famille deux groupes nettement séparés : celui des espèces gynodimorphes et celui des espèces non gynodimorphes. En effet, les trois espèces du genre *Dipsacus* sont caractérisées par une fertilité d'environ 90% ; tandis que toutes les espèces gynodimorphes étudiées ont une fécondité bien inférieure : 11% pour *Cephalaria tatarica ;* 24,5% pour *Succisa pratensis ;* 7,16% pour *Knautia arvensis ;* 36,5% pour *Scabiosa Columbaria ;* 12,8% pour *Knautia silvatica* (moyennes fournies par la méthode biologique). — De plus, nous avons vu que, pour les espèces *non gynodimorphes*, les valeurs fournies par les deux méthodes d'investigation se confondaient, ou à peu près, alors qu'il n'en est pas ainsi pour les espèces gynodimorphes. Ce phénomène nous apprend deux choses : 1° c'est que nos deux méthodes, qui permettent d'aboutir à des résultats superposables, se valent; 2° la différence des résultats entre espèces gynodimorphes et espèces non gynodimorphes ne pouvant plus être attribuée à la technique, doit donc avoir une signification plus profonde : les résultats fournis par la *méthode morphologique* étant plus élevés que par la *méthode biologique*, il doit exister une catégorie d'akènes qui coïncide avec les normaux (I) au point de vue *morphologique*, mais qui s'en distingue *essentiellement* au point de vue de la constitution intime. La ligne de démarcation, impossible à tracer à l'aide des seuls documents morphologiques, n'est visible que grâce à l'emploi de la *méthode biologique*. Ceci nous apprend donc, qu'à côté des fruits normaux et fertiles, nous avons toute une série continue et ininterrompue de stades d'avortement, allant des akènes à constitution *apparemment* normale jusqu'aux ovaires non accrus. Cette série continue et ininterrompue n'est pas sans rappeler la série continue et ininterrompue d'états abortifs que nous avons décrite à propos de l'androcée.

Donc, dans le cas des espèces *gynodimorphes*, la méthode morphologique nous fournit une fertilité *apparente*, tandis que la méthode biologique nous fournit une fertilité *vraie*.

Une question qui se pose dès maintenant est la suivante. Si le gynécée des esèpces gynodimorphes, dans la grande majorité des cas, n'arrive pas jusqu'à son terme nor-

mal : le *fruit*, est-ce bien sa constitution intime qui en est cause, ou faut-il incriminer un facteur étranger à l'appareil femelle? — Cette question fait penser au *rôle du pollen*. Si un grand nombre d'ovaires ne se développent pas, faut-il accuser une *pollinisation défectueuse*? Les espèces étudiées, les gynodimorphes tout comme les non gynodimorphes, sont adaptées à la pollinisation croisée entomophile. Nous savons combien la visite des insectes est intense pour différentes espèces. Les stigmates nubiles sont toujours saupoudrés de grains de pollen (25 à 30 grains par stigmate), de sorte que l'éventualité d'une pollinisation défectueuse doit être éliminée d'emblée. Mais, si la pollinisation s'effectue dans les conditions les plus favorables, ce pollen transporté par l'intermédiaire des insectes est-il fertile? Nous apprendrons plus tard, en traitant de la cytologie du pollen (p. 142), que dans les cas les plus défavorables, neuf grains sur dix doivent être considérés comme inaptes à la fécondation. Or, ce cas est loin d'être général, et même s'il l'était pour les 25 à 30 grains fixés sur un stigmate nubile, il suffirait qu'un seul soit constitué normalement, puisqu'il n'y a qu'un seul ovule à féconder. Nous verrons aussi qu'au point de vue cytologique, le pollen normal des espèces gynodimorphes ne se distingue pas essentiellement et régulièrement de celui des espèces non gynodimorphes. Nous ne pouvons pas incriminer la pollinisation, ni la constitution du pollen, puisque chez certaines espèces non gynodimorphes les faits sont absolument identiques.

D'ailleurs, si on voulait faire intervenir ici, un état défectueux de l'agent fertilisant mâle, il serait absurde de constater une fertilité plus grande chez les pieds femelles que chez les pieds hermaphrodites; les pieds femelles étant moins favorisés au point de vue pollinisation, puisque chez ces pieds femelles la xénogamie est de rigueur, alors que chez les hermaphrodites elle n'est que facultative. Nous verrons plus loin (p. 105), à propos de la partie ovarienne du pistil, qu'une action parasitaire directe ne peut pas non plus être incriminée : aucun parasite n'ayant été découvert, pour les cas généraux, dans les tissus appartenant au pistil.

***

De l'ensemble de ces faits il ressort que, si le pistil avorte, la cause en est inhérente au pistil lui-même.

Si le pistil doit sa stérilité à une cause qui touche à sa nature intime, cela veut-il dire qu'il ne peut y avoir que l'androdimorphisme naissant qui puisse être incriminé? N'y a-t-il pas d'autres phénomènes pouvant entraîner la stérilité du pistil? Timm (1928, **140**, p. 784-808), dans ses recherches sur la stérilité de *Hemerocallis fulva* et *citrina* dit, dans la partie théorique de son travail, que la stérilité du pistil des Phanérogames peut être rapportée, dans l'état actuel de nos connaissances, à des causes très différentes :

1° Absence d'agents pollinisateurs pour des plantes exportées de leur pays d'origine;

2° Autostérilité pour des plantes cultivées, se multipliant par voie végétative;

3° Facteurs climatiques;

4° Hybridation.

Les causes citées en 1° et 3° s'éliminent d'emblée pour nos espèces. Quant à la cause évoquée en 2°, elle doit être éliminée à son tour, nos expériences nous ayant

montré qu'il ne peut pas être question d'autostérilité, tout au moins chez *Knautia arvensis*.

Il reste l'*hybridation*. On sait que la stérilité d'un gynécée peut être due à l'hybridation : M. CUÉNOT (1936, **35**, p. 196) résumant les travaux de DE VRIES dit, à propos d'*Oenothera Lamarckiana* : « *un fait singulier qui suggère une origine hybride est la proportion élevée de mauvaises graines; dans les meilleures conditions culturales, il y a à peine* 50% *de graines qui germent, les autres étant vides sans embryon ou avec un rudiment d'embryon* ». — Or cette espèce (*Oenothera Lamarckiana*) est certainement d'origine hybride, ses parents étant probablement des Oenothères à grandes fleurs de la section *Onagra*. DAVIS (d'après M. CUÉNOT) a du reste réussi à obtenir une plante analogue (*néo-lamarckiana*), en croisant *Oenothera biennis* et *Oenothera franciscana*.

Si on ne voulait invoquer que l'hybridation, pour expliquer ce grand pourcentage de stérilité du gynécée des Dipsacacées gynodimorphes, il faudrait admettre que tous les pieds de toutes les espèces gynodimorphes sont d'origine hybride, et qu'il n'en est pas ainsi pour les espèces non gynodimorphes. Or, ces deux catégories de Dipsacacées sont protandres : le pollen fourni par les étamines d'une fleur ne sert pas à féconder le stigmate de cette même fleur et, pour beaucoup d'espèces, les grains de pollen d'un capitule ne fécondent pas les stigmates de ce même capitule. Donc, pour les deux catégories sexuelles de Dipsacacées, les gynodimorphes comme les non gynodimorphes, les chances d'hybridation sont égales, alors que l'on observe une différence radicale dans la fécondité des fruits fournis par ces deux catégories d'espèces. En plus, les individus femelles des espèces gynodioïques, ne pouvant être fécondés que par le pollen des pieds hermaphrodites, souvent fort éloignés, sont beaucoup plus exposés à l'hybridation que ces derniers où la gitonogamie est possible. Aussi, la fécondité devrait-elle être inférieure à celle des hermaphrodites. Or, c'est juste l'inverse que l'on observe.

Une autre observation qui plaide contre cette tendance à ne vouloir expliquer la stérilité accentuée des espèces gynodimorphes que par l'hybridité, est la difficulté avec laquelle on obtient ces hybrides expérimentalement. M. CORRENS (1906, **28**, p. 472) déclare en effet n'avoir pu arriver à former l'hybride *Knautia arvensis* × *Knautia silvatica*. — Sur vingt-neuf expériences de croisement entre des espèces de *Knautia* effectuées par nous-même pendant l'été 1935, dont douze entre les espèces *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica*, et dix-sept entre différentes « formes » de *Knautia arvensis*, huit seulement ont donné naissance à des akènes fertiles à savoir : deux des douze effectuées entre *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica*, et six des dix-sept effectuées entre les différentes « formes » de *Knautia arvensis*. Étant donnée cette difficulté d'obtention de croisements fertiles, il serait téméraire de voir des hybrides toutes les fois qu'il s'agit de Dipsacacées gynodimorphes.

Peut-on incriminer l'inflorescence? — Si nous nous adressons à des espèces appartenant à des familles différentes, mais dont l'inflorescence est identique ou en rapport étroit avec celle des Dipsacacées, nous pouvons nous demander quel est le degré de fertilité de leurs fruits. L'inflorescence la plus voisine du capitule, en ce qui concerne la densité et la nutrition des fleurs, paraît être l'ombelle : le nombre de fleurs constituant une ombelle peut être considérable comme celui des fleurs d'un capitule;

de plus, dans l'ombelle comme dans le capitule, le courant des substances nutritives destinées aux organes floraux doit passer par une même région distributive de matériaux énergétiques qui correspond, pour ces deux catégories d'inflorescence, au point d'insertion sur l'extrémité du pédoncule général.

Ce rapprochement que nous faisons entre *ombelle* et *capitule* n'a qu'une valeur purement *anatomique* et *physiologique*. Nous ne voulons aucunement faire appel à un rapport phylogénique existant entre ces deux modes d'inflorescence. — En effet, d'après les relations théoriques établies entre divers inflorescences par M. Emberger (1931, **44**, p. 64 et 65) : « la grappe typique, par sa variante à rameaux opposés et le corymbe, nous permet de passer à l'ombelle. L'épi est l'intermédiaire entre la grappe et le capitule ».

Si nous considérons un capitule fructifère de *Helianthus annuus*, énorme disque pouvant atteindre un diamètre d'environ 20 centimètres en moyenne, et pouvant porter plusieurs milliers de fleurs, et si nous examinons les akènes les uns après les autres, nous remarquons que certains d'entre eux sont réduits à leur péricarpe. La graine, si elle ne fait pas complètement défaut, est fortement réduite. Or, nous savons que toutes les fleurs du disque sont hermaphrodites. Il y en a donc qui donnent des fruits normaux, alors que d'autres donnent des fruits avortés fatalement frappés de stérilité.

Adressons-nous également aux inflorescences en grappe d'ombelles de *Hedera Helix*. Cette espèce qui fleurit en fin de saison, au mois de septembre ou octobre, souvent même en novembre, produit des fleurs hermaphrodites abondamment visitées par les insectes. Or, si au mois d'avril nous examinons les ombelles en fructification, nous voyons qu'une proportion assez remarquable et d'ailleurs très variable de pistils ne se sont pas développés dutout, ou ont été arrêtés dans leur développement.

A-t-on le droit de rapprocher les faits observés sur ces deux espèces, de ce que nous venons de voir chez les Dipsacacées, en disant que si un pourcentage assez important de pistils n'arrivent pas à maturité, il faut incriminer la nature de l'inflorescence? Une telle inflorescence, capitule ou ombelle, étant toujours très chargée de fleurs, la fructification de l'ensemble fera appel à un apport considérable de matériaux énergétiques. Si alors, certains fruits ne se développent pas normalement, peut-on penser qu'il s'agit là d'une déficience des fonctions chargées de la nutrition de l'appareil femelle en voie d'évolution? Dans le cas où un ovaire ne se transforme pas en fruit, est-ce parce que la plante était dans l'impossibilité de lui fournir de quoi évoluer? Ayant trop d'organes femelles à nourrir, elle n'en nourrirait que quelques-uns convenablement, n'ayant plus de quoi approvisionner les autres qui dépérissent.

Cette déficience de matériaux nutritifs s'observe également dans le cas des arbres fruitiers : toutes les fleurs d'un arbre fruitier ne se transforment pas en fruit, et il semble bien que ce sont des phénomènes de nutrition qui président à la répartition en fruits « bons » normaux et en fruits « mauvais » n'arrivant pas à leur terme. En effet, pour obtenir une plus grande quantité de fruits, l'agronome fournit des engrais aux arbres, ou bien il procède à la résection d'un certain nombre de fleurs; dans les deux cas, il augmente l'intensité des courants nutritifs.

Un autre facteur qui, à notre avis, est également déterminant de la production de « bons » et de « mauvais » akènes chez les Dipsacacées, est le facteur de la *localisation* des akènes. Nous avons observé, de la façon la plus nette, chez les *Dipsacus*,

notamment chez *Dipsacus pilosus*, que les fleurs avoisinant les bractées involucrales ne donnaient que des akènes avortés. Il s'agit donc là d'un développement inhibé par manque de place : les bractées de l'involucre très résistantes s'opposant à un développement normal. — Ce facteur, si on doit en tenir compte, représente en somme peu de chose dans l'ensemble du phénomène, car, dans le cas des autres espèces, les bractées involucrales étant restées cellulosiques, donc peu résistantes, les akènes, même les plus externes, peuvent poursuivre leur développement normal.

Il nous paraît *incontestable* que le facteur *nutrition* et le facteur *localisation* sur le capitule, doivent pouvoir être invoqués pour expliquer cette stérilité partielle caractérisant les fruits des Dipsacacées. En effet, la stérilité de 10% caractérisant les fruits portés par les capitules de *Dipsacus silvestris*, *Dipsacus laciniatus* et *Dipsacus pilosus*, semble pouvoir s'expliquer sans difficulté de cette façon. Mais il sera impossible d'admettre qu'uniquement pour des raisons de *nutrition*, de *localisation* ou même d'*hybridation*, toutes les fleurs d'un capitule ou tous les capitules d'un pied, soient voués à une stérilité complète ou même à une stérilité fortement prononcée. — Si donc, ces deux facteurs semblent expliquer intégralement ce qui se passe chez les espèces non gynodimorphes, ils n'expliquent qu'en partie ce qui se passe chez les espèces gynodimorphes. En effet, si nous admettons une stérilité moyenne (méthode biologique) : de 93% pour *Knautia arvensis* hermaphrodite, de 76% pour *Succisa pratensis* hermaphrodite, de 64% pour *Scabiosa Columbaria* hermaphrodite, de 87% pour *Knautia arvensis* femelle, de 89% pour *Cephalaria tatarica* hermaphrodite, de 88% pour *Knautia silvatica gynomonoïque*, et si nous en déduisons les 10% à 15% revenant aux facteurs nutrition, localisation et éventuellement hybridation, il reste encore une marge bien imposante qui reste inexpliquée, à savoir : 78% pour *Knautia arvensis* hermaphrodite, 72% pour *Knautia arvensis* femelle, 61% pour *Succisa pratensis*, 49% pour *Scabiosa Columbaria*, 74% pour *Cephalaria tatarica*, 73% pour *Knautia silvatica*.

Devons-nous admettre que cette marge s'explique à la seule lumière de la stérilisation des pistils, provoquée par un androdimorphisme biologiquement caractérisé?

Pour répondre à cette question, considérons hypothétiquement un ensemble de capitules typiquement hermaphrodites de *Knautia arvensis* : les appareils sexuels mâle et femelle de chaque fleur sont donc ainsi considérés comme tous fonctionnels. Ensuite, supposons que cet ensemble tende vers la triœcie : un lot se dirige vers la *gynœcie* en réduisant l'androcée, un autre lot se dirige vers l'*andrœcie* par suite de la réduction du gynécée, un troisième restera au stade initial hermaphrodite :

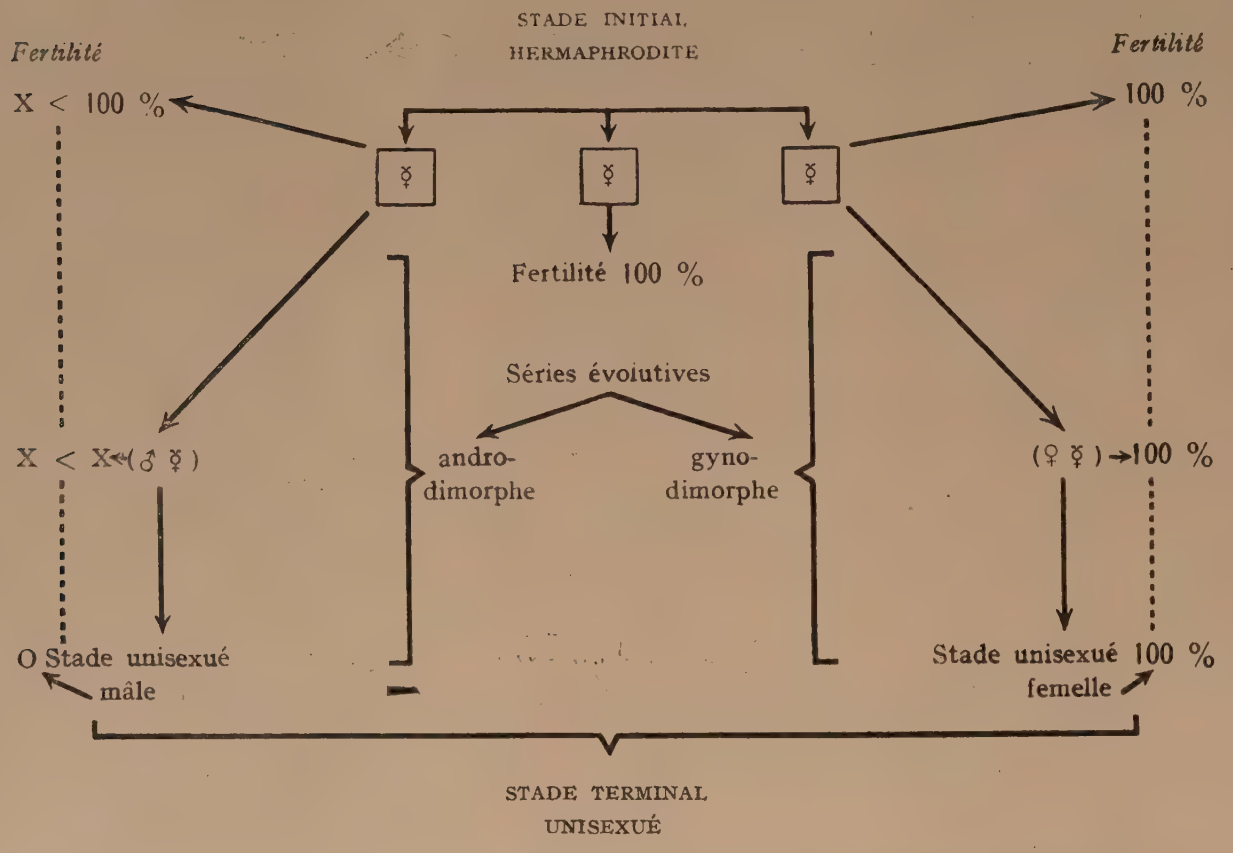
1° Il y aura donc attaque du gynécée, c'est-à-dire stérilité complète de l'appareil femelle pour les capitules ayant atteint le stade mâle ultime (*andrœcie*), et fertilité seulement *diminuée* du pistil pour les capitules aux stades intermédiaires : l'appareil mâle gardant toute sa valeur fonctionnelle initiale.

2° Le lot qui se dirige vers la *gynœcie* ou unisexualité femelle, gardera intact son appareil femelle pendant la totalité des processus réductionnels, pour la même raison que le lot qui se dirige vers l'unisexualité mâle garde intact son appareil sexuel mâle. Donc, dans la série allant vers la gynœcie, l'appareil femelle sera resté ce qu'il était dans la forme hermaphrodite de départ. Il n'aura subi aucune réduction, donc aucune atteinte dans sa fertilité.

Aussi, dans la série *gynodimorphe*, quel que soit le stade intermédiaire, nous devons toujours nous trouver en présence d'un appareil femelle fertile 100% (ou à

peu près). Dans la série *androdimorphe*, au contraire, nous devons constater une fertilité de l'appareil femelle allant de 100% (forme initiale hermaphrodite) à une stérilité 100% (forme terminale mâle). Le schéma ci-contre résume ces considérations.

Schéma comparatif des fertilités théoriques des diverses formes sexuelles d'une espèce hermaphrodite évoluant vers la diœcie.



Or, dans la nature, les phénomènes se montrent beaucoup plus complexes. — Ainsi, pour les *capitules unisexués femelles* d'une part, au lieu de trouver une fertilité de 100%, ou plus exactement de 85% (compte tenu des actions dues éventuellement à la nutrition, à la localisation ou à l'hybridation...), l'expérience ne révèle qu'une fécondité moyenne de 13%; marge imposante! Mais, par contre, la fertilité des états intermédiaires (gynomonoïque) a été trouvée du même ordre de grandeur que celle des femelles au stade final.

D'autre part, dans le cas de la série réductionnelle *androdimorphe*, on devrait s'attendre à des valeurs oscillant entre 100% et 0%. Mais là une autre difficulté surgit. C'est qu'en effet, dans la série réductionnelle androdimorphe, le contrôle, la vérification des différentes formes sexuelles intermédiaires sont beaucoup moins aisés, voire même impossibles, au point de vue morphologique; car, si on reconnaît d'emblée morphologiquement une fleur ou un capitule unisexué femelle, il n'en est pas de même dans le cas des fleurs ou des capitules unisexués mâles. Nous avons vu (p. 68) qu'au cours de l'anthèse, les parties accessoires de l'appareil sexuel femelle n'étaient aucune-

ment affectées, de sorte qu'à ce moment nous ne possédons aucun moyen permettant de distinguer morphologiquement une fleur hermaphrodite d'une fleur mâle. Aussi nos prélèvements de fruits, destinés à une étude comparative de la fertilité des différentes formes sexuelles, ont-ils été faits sur des pieds paraissant tous extérieurement hermaphrodites. La fertilité théorique à trouver, dans le cas de l'existence d'une série réductionnelle androdimorphe, devra donc être comprise entre 100% (pied hermaphrodite initial impossible à distinguer des mâles) et 0% (pied unisexué mâle). *S'il n'y a pas existence d'androdimorphisme*, le résultat devra être identique et superposable à celui trouvé pour la série réductionnelle gynodimorphe, c'est-à-dire 13% (théoriquement 100% ou 85%).

Or, l'expérience a montré que la valeur de la fertilité des pieds morphologiquement hermaphrodites est en moyenne de 7%, c'est-à-dire une valeur nettement inférieure à celle (13%) trouvée pour la série gynodimorphe. En effet, si nous admettons la valeur moyenne de la fertilité des pieds femelles égale à 100%, celle des hermaphrodites ne sera que 54%, c'est-à-dire une différence de près de 50%. Il y aurait donc, dans ce cas, environ 50% de fleurs devenues mâles par suite d'une réduction du pistil par androdimorphisme.

L'interprétation de nos résultats expérimentaux nous a donc permis d'affirmer l'existence d'une série réductionnelle androdimorphe chez les Dipsacacées.

Parmi ces Dipsacacées androdimorphes, il faut distinguer celles du type *Cephalaria tatarica* (p. 69), où cet état sexuel est accessible à un examen morphologique (ce cas est peu fréquent), de celles pour lesquelles cet état ne se révèle qu'après une étude comparée de la fertilité des pieds hermaphrodites et des pieds femelles, c'est-à-dire après un examen biologique. Ce dernier cas (type *Knautia*) est de beaucoup le plus répandu.

Si nous considérons maintenant des capitules femelles, non plus en bloc, ce qui nous donne des valeurs moyennes, mais individuellement, nous devrons, théoriquement, tomber toujours sur une fertilité de 100%, en pratique sur une valeur inférieure mais constante, et cela pour des raisons que nous connaissons. Mais l'expérience nous fait trouver des capitules qui sont presque complètement stériles (p. 79) : capitule n° 4 où sur un ensemble de 38 akènes, un seul s'est développé normalement), à côté d'autres qui atteignent les valeurs de 80% d'akènes fertiles : valeur très voisine de la valeur théorique de 85% obtenue par la méthode morphologique, et nous connaissons toutes les valeurs intermédiaires.

Parallèlement, si nous considérons les capitules hermaphrodites individuellement, nous devrons, au point de vue théorique, rencontrer des valeurs de fertilité oscillant entre 100%, c'est-à-dire superposables à celles des femelles, et 0% (capitules mâles). L'observation nous apprend qu'il existe des capitules complètement stériles, mais jamais des capitules dont la fertilité (méthode biologique) serait 100%. Ce qui veut dire que, d'une part, il peut exister des capitules physiologiquement mâles; mais que d'autre part, il n'existerait plus de capitules au stade rigoureusement hermaphrodite, mais seulement des capitules possédant un mélange de fleurs hermaphrodites et de fleurs mâles (andromonœcie). Mais si, grâce à la présence d'une série androdimorphe, l'existence de capitules andromonoïques et de capitules mâles (stérilité 100%) paraît probable, nous ne pourrons jamais comprendre, à la seule lueur de l'état gynodimorphe, l'existence de capitules femelles entièrement stériles, c'est-à-dire de capitules

uniquement formés de fleurs physiologiquement neutres; pas plus que nous ne comprendrons l'existence de capitules portant un mélange, dans des proportions variables, de fleurs femelles et de fleurs neutres.

Nous apercevons là la manifestation d'un phénomène qui tend vers la stérilisation des éléments femelles, et qui frappe les ovaires *quelle que soit la forme sexuelle à laquelle appartient la plante*. C'est ainsi qu'il faut interpréter, à notre avis, cette grande marge des pourcentages de stérilité, déduction faite de ce qui peut être rapporté à la nutrition.

De cet ensemble très complexe, nous tirons en fin de compte ceci : l'existence d'une série réductionnelle androdimorphe a été mise en évidence en nous basant uniquement sur la différence de fertilité constatée entre akènes de pieds morphologiquement hermaphrodites d'une part, et akènes de pieds femelles et gynomonoïques d'autre part : la fécondité des hermaphrodites en évolution vers l'état mâle étant abaissée, par suite du non-fonctionnement de l'élément femelle; la fécondité des formes en évolution vers l'unisexualité femelle, étant identique à ce qu'elle était chez la forme hermaphrodite initiale. Cette opinion est appuyée par ce que nous avons constaté chez les autres espèces (*Knautia silvatica*, *Succisa pratensis*...). Par conséquent, d'accord avec M. Correns (1907, **29**, p. 159), nous dirons désormais, non pas que la fertilité des femelles est supérieure à celle des hermaphrodites, mais que la fécondité des hermaphrodites est inférieure à celle des femelles qui présentent un des degrés antérieurs de fertilité de la fleur monocline. La différence est due aux réductions androdimorphes, frappant progressivement de stérilité les pistils de la forme hermaphrodite intiale.

Si donc l'existence de cette évolution vers l'unisexualité mâle était si ardue à mettre en évidence, c'est que : 1° elle n'est pas, en général, immédiatement visible morphologiquement, comme celle qui aboutit aux formes femelles. — 2° elle est masquée par autre chose. En effet, il y a superposition d'effets identiques provoqués par des causes différentes. Nous avons vu que ces effets se manifestent tous par la stérilité du pistil. — L'avortement du gynécée par androdimorphisme y est pour peu de chose. Ce dernier est décelable en général, comme nous venons de le voir, uniquement à la fécondité comparée des deux formes sexuelles hermaphrodite et femelle. Les facteurs de nutrition, de localisation des akènes, doivent entraîner une stérilité ne dépassant pas 15%. La grande marge des pourcentages de stérilité laissée ouverte par les facteurs cités, est produite par un processus de stérilisation dont la nature nous échappe encore, mais qui prive de sa valeur sexuelle l'appareil femelle des Dipsacacées gynodimorphes, à quelque forme sexuelle qu'il appartienne.

SOUS-CHAPITRE III

Étude histologique de la partie ovarienne du pistil

Au cours de nos études antérieures sur la valeur fonctionnelle de l'appareil sexuel femelle, nous avons fait appel à deux méthodes d'investigation : une morphologique et une biologique. Grâce à l'emploi de ces deux méthodes qui, d'ailleurs, nous ont fourni des résultats superposables, nous avons pu voir que, chez les Dipsacacées, il n'y a pas seulement une tendance vers l'unisexualité femelle, mais encore une évolution nette vers l'unisexualité mâle. Cette dernière étant, pour les diverses raisons citées, beaucoup plus délicate à mettre en évidence.

Après une étude morphologique et biologique, une étude histologique s'impose. Elle aura pour but de nous renseigner sur le sort des divers constituants de la partie ovarienne du pistil, et cela, à la fois dans le cas d'un pistil qui évolue normalement, et dans celui d'un pistil dont le développement est enrayé au cours de la maturation. Cette étude comparée nous permettra également de savoir quel est l'élément histologique ou cytologique intéressé dans cet arrêt de développement. Dans ce but, deux espèces ont été soumises à notre examen; ce sont : *Knautia arvensis* et *Cephalaria tatarica;* c'est-à-dire deux espèces chez lesquelles nous avons reconnu les trois catégories d'akènes envisagées (p. 72) plus haut (I, II et III). La première de ces deux plantes est nettement gynodimorphe; la deuxième, chez laquelle aucune réduction morphologique de l'androcée n'a été remarquée, se comporte au point de vue de la fertilité du pistil (présence des trois catégories d'akènes), comme l'espèce précédente.

Nous avons procédé à l'étude comparative de l'ensemble des pistils que porte un capitule donné, à tel ou tel moment précis de son évolution. Ces différents moments, choisis par nous, étaient les suivants :

1° Les fleurs ont leurs pétales encore appliqués les uns sur les autres;

2° Les corolles sont à la veille de leur chute;

3° Les corolles sont tombées depuis plus de huit jours.

Knautia arvensis.

Le sac est mûr mais non fécondé. — Les fleurs du capitule sont à la veille de leur épanouissement.

A ce moment, l'unique ovule anatrope pendant remplit presque complètement la cavité ovarienne. Son unique tégument a son parenchyme fortement développé; dans la zone qui avoisine l'épiderme interne, les cellules de ce tégument prennent un contenu plus dense, en même temps que les membranes des cellules semblent s'épaissir par gélification. L'épiderme interne du tégument est formé par une assise constituée de cellules, qui, en coupe, paraissent carrées ou rectangulaires, à contenu très dense. Cette assise unique, souvent appelée « tapis », limite le sac embryonnaire. Le sac mûr octonucléé répond, quant à sa forme ainsi qu'à la disposition et à la conformation

des huit cellules, à la description qu'en donnèrent MM. Lavialle (1925, **86** et **87**, p. 1127 et p. 1606), Doll (1927, **40**), Braun (1929, **8**, p. 22). Le nucelle est réduit à quelques vestiges cellulaires alignés le long de l'épiderme interne du tégument. — L'étude de l'ensemble des sacs des pistils d'un capitule nous a montré qu'ils se développent tous normalement. Vers l'extérieur, l'ovule est protégé par la paroi ovarienne et par l'involucelle : organe si caractéristique des Dipsacacées (*fig.* 46).

A un stade plus avancé, *quand les corolles s'apprêtent à tomber*, le pistil se présente de la façon suivante. Tous ses éléments : sac embryonnaire, ovule, paroi ovarienne et involucelle se sont accrus (*fig.* 47). Aucune inégalité visible macroscopiquement, ne se fait encore remarquer dans la taille des pistils.

Quand les fleurs sont tombées depuis plus de huit jours, et que les jeunes akènes se distinguent déjà les uns des autres par des inégalités dans leurs dimensions, les pistils en *évolution normale* présentent, en coupe longitudinale, les particularités suivantes (*fig.* 48). L'ovule, en voie de transformation en graine, s'est fortement allongé. La plus grande partie de ses tissus sont occupés par le sac embryonnaire entièrement rempli par l'albumen, sauf à sa partie apicale qui est occupée par le jeune embryon en forme de toupie et de dimensions encore réduites. La paroi ovarienne, ainsi que l'involucelle, ont, à leur tour, subi des accroissements dans le sens de la longueur.

Les figures 46, 47 et 48 ci-contre nous renseignent sur les rapports mutuels de dimensions existant entre les pistils pris à ces trois moments différents de leur évolution normale.

Si nous nous adressons à ce même capitule, dont les fleurs sont tombées depuis plus de huit jours, mais si, au lieu d'examiner les akènes fécondés et en évolution normale, nous étudions *ceux restés en arrière* dans le développement, à savoir : 1° ceux qui correspondent à la catégorie III d'akènes à peine évolués au delà du stade de la fécondation; 2° ceux qui correspondent à la catégorie II d'akènes à tendance parthénocarpe, nous aurons en coupe longitudinale, les aspects ci-après décrits. La figure 49 nous présente un pistil de la catégorie III. Si nous la comparons à la figure 46, nous verrons que les dimensions de ses éléments (sac, ovule, paroi) ne sont que légèrement supérieures à celles des pistils considérés avant la fécondation. — La partie essentielle étant le sac embryonnaire, nous allons l'examiner de plus près. Les cellules de l'épiderme interne du tégument qui limitent le sac vers l'extérieur sont aplaties, leur contenu est en régression; la cavité du sac renferme quelques vestiges cytoplasmiques qui paraissent résulter de la dégénérescence du jeune albumen. — Une large zone entourant le sac et appartenant au parenchyme de l'unique tégument ovulaire s'est résorbée : cette résorption intéresse une masse tégumentaire qui, dans les cas normaux, est progressivement occupée par le sac embryonnaire fécondé et accru (région laissée en blanc autour du sac).

La coupe d'un pistil à tendance parthénocarpe (*fig.* 50), nous montre les phénomènes suivants, en ce qui concerne les dimensions de l'ensemble de l'organe, ainsi que le développement des parois (paroi ovarienne et involucelle), qui ne sont guère inférieurs aux pistils en évolution normale (*fig.* 48). Mais, si nous examinons le sac embryonnaire et l'ovule, de profondes divergences vont apparaître : les dimensions du sac sont de beaucoup supérieures à celles du sac de la figure 46. Cependant, ce sac, dont les vestiges protoplasmiques épars permettent de supposer que les premières divisions postérieures à la fécondation ont dû s'accomplir, présente des contours très

irréguliers : il est comprimé latéralement et tordu. Il s'agit donc d'un organe arrêté dans son développement qui n'a plus rien de comparable avec l'élément homologue de la figure 48 qui a évolué normalement. Considéré dans son ensemble, l'ovule offre de même des dimensions supérieures à celles de la figure 46. Il a maintenu sa forme initiale; le canal micropylaire, en particulier, est encore nettement visible. La partie

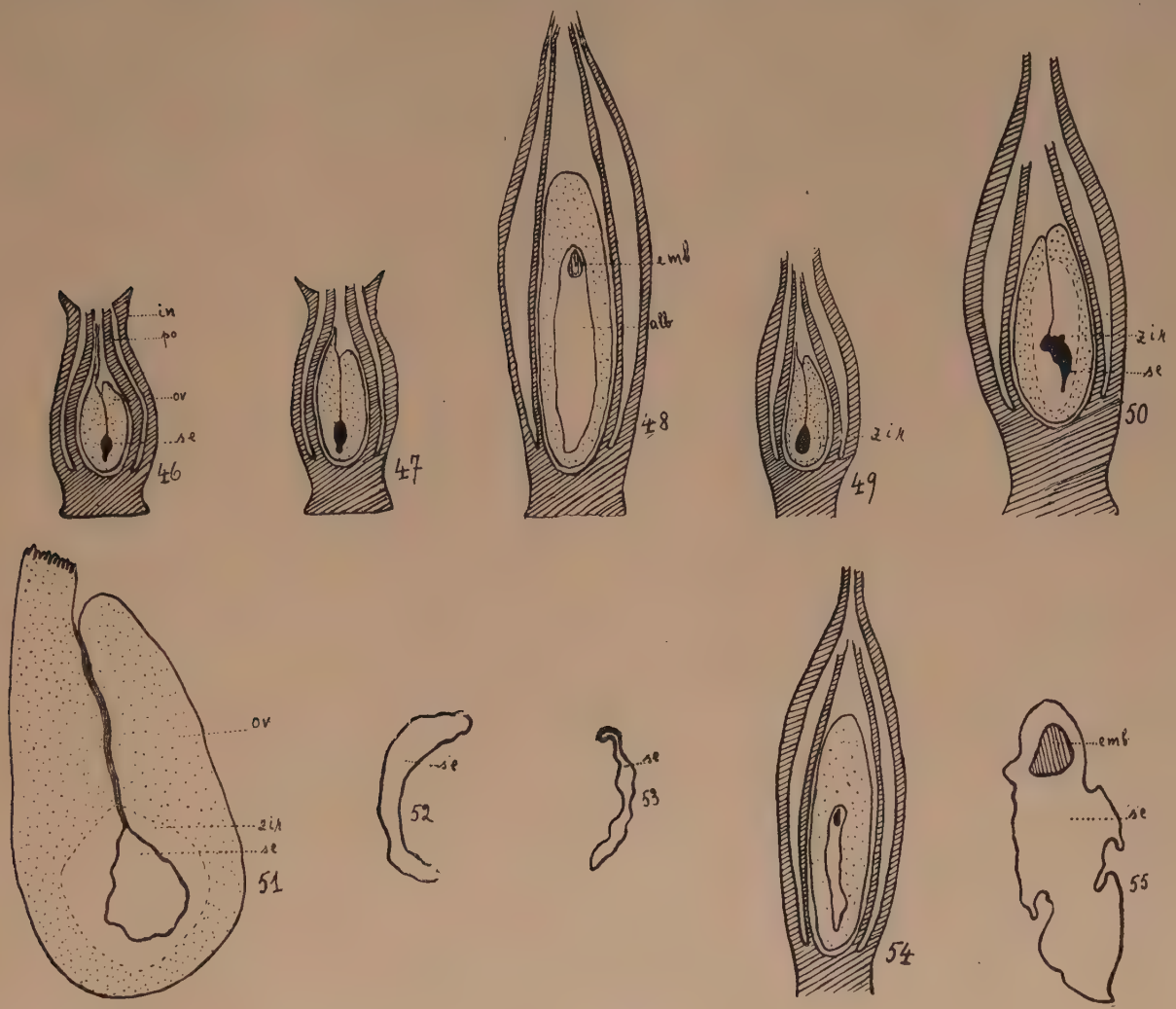


FIG. 46 à 55. — *Knautia arvensis.*

46, 47 et 48 : pistils en évolution normale; 49 pistil complètement avorté; 50 et 54 pistils à tendance parthénocarpe; 51, 52, 53 et 55, ovule et sacs isolés de pistils parthénocarpes : *in*, involucelle; *po*, paroi ovarienne; *ov*, ovule; *se*, sac embryonnaire; *zin*, zone interne résorbée du tégument ovulaire; *emb*, embryon; *alb*, albumen. — FIG. 46, 47, 48, 49, 50 et 54 : gr. : 13. — FIG. 51, 52, 53 et 55 : Gr. : 53.

interne des tissus qui le limitent est en voie de résorption (région laissée en blanc autour du sac). Comparé à la figure 48, on remarque que c'est l'espace qui était destiné à être occupé par le sac fécondé normalement accru. — La figure 51 représente un ovule dont le sac embryonnaire est en dégénérescence. Dans le canal micropylaire, on aperçoit un tube pollinique. Ce stade est caractérisé par les aspects très différents que peuvent prendre les sacs embryonnaires en dégénérescence : figures 52 et 53.

Un troisième pistil, provenant toujours du même capitule, nous montre les faits suivants (*fig.* 54) : ce pistil semble avoir évolué normalement au même titre que celui

de la figure 48, non seulement en raison des dimensions des parois, mais encore d'après celles de l'ovule et même du sac. Ces dimensions sont voisines de celles du pistil témoin (*fig.* 48). Toutefois, si l'ovule a évolué dans les mêmes conditions que celui de la figure 48, le sac embryonnaire (*fig.* 55) est en retard. Ce sac embryonnaire fécondé a développé un albumen remplissant toute sa cavité fortement accrue dans le sens longitudinal. Dans la région micropylaire, l'embryon s'est formé. Cependant, à un moment donné du développement, les divisions nucléaires s'arrêtent dans le sac. Les contours de ce dernier deviennent irrégulièrement ondulés : l'organe tend à s'affaisser et son contenu (albumen et embryon) entre en dégénérescence. Les dimensions de ce sac sont inférieures à celles du sac témoin de la figure 48.

De l'étude comparée des pistils portés par le même capitule, et cueillis au même moment, nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

1° Le sac est fécondable.

2° L'arrêt dans le développement peut se produire à des moments différents de l'évolution du pistil. Il en résulte que les pistils d'un même capitule acquièrent des aspects morphologiques variés (akènes I, II et III).

3° L'existence d'un certain degré de parthénocarpie se vérifie histologiquement : un pistil dont le sac embryonnaire n'a pas évolué (*fig.* 50) voit sa paroi et l'involucelle se développer à peu près comme la paroi et l'involucelle d'un pistil normal témoin.

Cephalaria tatarica.

Au moment où les fleurs sont à la veille de leur épanouissement, l'étude de la partie ovarienne du pistil nous fait connaître un sac embryonnaire octonucléé très voisin, quant à sa forme et à la disposition des noyaux, de celui de *Knautia arvensis*. Comme dans ce dernier cas, l'unique ovule anatrope, pendant et unitégumenté, est protégé vers l'extérieur par la paroi ovarienne et par l'involucelle. La figure 56 nous renseigne sur les rapports des dimensions existant entre ces divers éléments. — Dans cette espèce et toujours au même stade de développement (veille de l'épanouissement des fleurs), nous avons trouvé une cavité ovarienne contenant deux ovules. Cette particularité a déjà été signalée pour d'autres espèces de Dipsacacées, à savoir, dans le cas de *Scabiosa fumaroides* et *Dipsacus fullonum* par M. Braun (1929, **8**, pp. 16 et 34) ; dans le cas de *Knautia arvensis* par M. Klein (1931, **84**, p. 35/37). Ce dernier auteur a remarqué que, chez *Knautia arvensis*, ces deux ovules peuvent être indépendants l'un de l'autre, ou être plus ou moins complètement soudés. — M. Lavialle (1921, **85**, p. 414) a constaté que des Composées, comme *Serratula tinctoria L.*; *Cirsium palustre* Scop. et *Scolymus hispanicus L.*, peuvent se comporter d'une façon identique. — Dans le cas de la loge ovarienne biovulée, que nous venons de signaler chez *Cephalaria tatarica*, les deux ovules sont de dimensions égales et indépendants l'un de l'autre (*fig* 57)

La figure 58 nous présente un pistil à un stade voisin de la chute de la corolle. Les dimensions des divers éléments sont légèrement supérieures à celles du stade précédent. Les noyaux vraisemblablement du sac ne sont pas encore entrés en division. — Les figures 59 et 60 présentent deux pistils portés par le même réceptacle, celui de la figure 59 a évolué normalement : embryon et albumen sont bien développés; celui de la figure 60 présente un pistil avorté en cours de route : le sac embryon-

naire resté très fortement en retard, est rempli d'une masse de structure indistincte. Le reste des tissus est réduit aux membranes cellulaires, le contenu étant fortement en régression. Ce pistil, comme chez *Knautia arvensis*, présente un certain degré de parthénocarpie : la graine ne s'est pas développée, alors que les parois du fruit (péricarpe et involucelle) ont subi un accroissement notable. — *Cephalaria tatarica* se présente donc, en ce qui concerne l'étude histologique du pistil, comme *Knautia arvensis*.

De l'ensemble de cette étude histologique, il ressort que la stérilité du pistil, que nous avons déjà mise en évidence, grâce à l'emploi des méthodes morphologique et biologique, ne peut être due qu'à une cause inhérente au pistil lui-même. — Nous avons vu, antérieurement, que la déficience du pollen ne peut pas, à elle seule, expliquer ce taux si élevé de stérilité. L'étude histologique nous a d'ailleurs appris que, non seulement le tube pollinique peut déjà être arrivé dans le canal micropylaire, mais

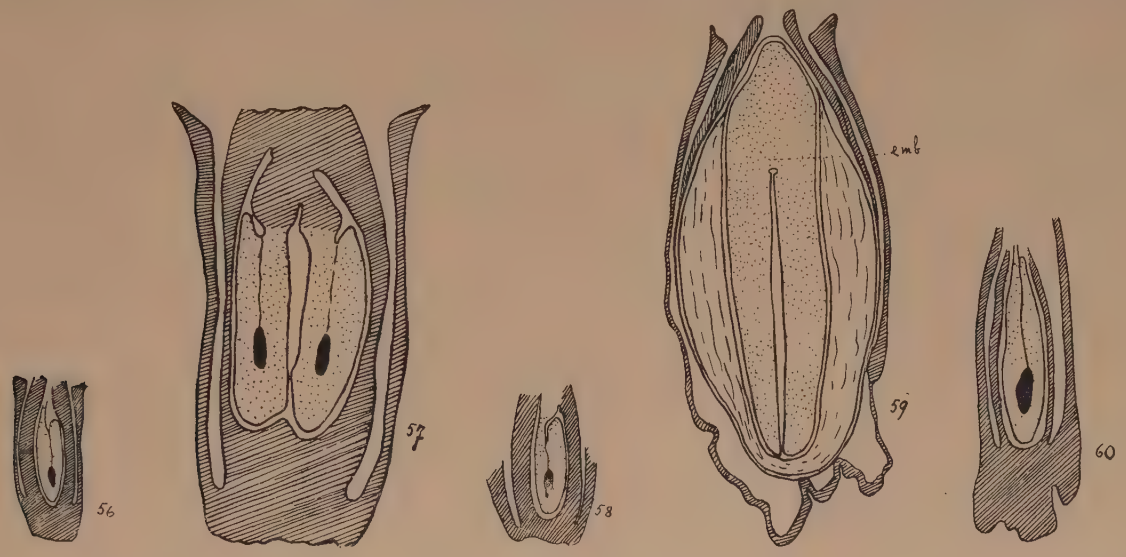


FIG. 56 à 60. — *Cephalaria tatarica*.
56, 58 et 59 : pistils en évolution normale; 60 : pistil avorté; 57 : pistil biovulé. — Gr. : 10 (Même légende que pour les figures 46 à 55).

que les premières divisions peuvent s'être accomplies parfois, normalement, dans le sac embryonnaire. Cependant, après un délai variable, cette évolution éventuelle peut être enrayée par suite de l'intervention d'un agent causal dont la nature nous échappe encore.

Nous voyons donc que les renseignements fournis par l'étude histologique sont de beaucoup moins précieux que ceux fournis par l'application simultanée des méthodes biologique et morphologique. — Cette étude histologique nous apprend, en somme, que l'évolution normale de l'ovule en graine et de l'ovaire en fruit, se trouve parfois arrêtée à un moment ou à un autre; et de plus, que l'ovaire ainsi avorté peut, dans certains cas, présenter un développement qui l'amène à des dimensions voisines de celles d'un fruit normal. Dans ce dernier cas, le sac embryonnaire a avorté plus ou moins tôt : il en résulte un certain de degré de parthénocarpie. — Mais, du degré de développement des parois d'un pistil avorté (paroi ovarienne et involucelle), on ne peut pas conclure à l'état de l'ovule. Sous des aspects extérieurs semblables, on peut avoir un sac embryonnaire à différents stades d'avortement, souvent fort éloignés l'un de l'autre.

Chapitre III

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE LA SEXUALITÉ MALE CHEZ LES DIPSACACÉES

Grâce à l'emploi de méthodes d'ordres morphologique, histologique et biologique nous avons pu apporter des faits particuliers nouveaux concernant la sexualité chez les Dipsacacées, particulièrement la valeur sexuelle du pistil. Nous avons pu constater qu'à côté d'une série réductionnelle gynodimorphe, il existe encore une série réductionnelle androdimorphe parallèle frappant le gynécée. — En effet, pour se prononcer sur la valeur sexuelle de l'appareil femelle, il n'est pas absolument indispensable d'avoir recours à des examens cytologiques d'interprétation souvent fort délicate. En dehors des cas de parthénogénèse, d'apogamie ou d'embryogénèse adventive nucellaire, un pistil fournissant un akène susceptible de germer, comporte normalement, par définition, un appareil sexuel femelle valide; et inversement un pistil qui, même sous les apparences extérieures normales, ne se transforme pas en fruit fertile, doit être considéré comme atteint dans ses fonctions sexuelles essentielles, à condition évidemment que la pollinisation ait été assurée normalement.

La question que nous nous sommes posée à propos de la valeur sexuelle du pistil, et qui nous a conduit aux résultats consignés dans le chapitre précédent, nous détermine à envisager la même question à propos de l'appareil sexuel mâle. En effet, les examens antérieurs auxquels nous avons soumis l'organe mâle, nous ont permis de voir qu'entre l'étamine constituée normalement, morphologiquement et histologiquement, et l'étamine complètement avortée, il existe une série ininterrompue de termes de passage. Une catégorie d'étamines a cependant retenu tout spécialement notre attention; à savoir, la catégorie qui, sous des apparences morphologiques normales, cache les premiers stades d'évolution vers la gynœcie. En effet, des étamines à dimensions et pigmentation habituelles, peuvent renfermer dans leurs sacs des grains de pollen non arrivés au terme régulier de leur évolution. Si nous nous rappelons qu'au moment de la floraison, et même quelque temps après la chute des fleurs, aucun indice morphologique ne nous permet de distinguer ceux des pistils voués à l'avortement, de ceux destinés à suivre un développement normal, nous pouvons appliquer un raisonnement semblable à l'appareil sexuel mâle. — En réalité, rien ne nous prouve que toutes les étamines régulièrement constituées, et renfermant même un pollen d'apparence normale, possèdent une valeur sexuelle intégrale. N'y a-t-il pas lieu de prévoir pour l'appareil mâle, ce que nous avons mis en lumière pour l'appareil sexuel femelle?

Les réductions gynodimorphes, avant de frapper les éléments accessoires de l'appareil mâle (dimensions et pigmentation de l'anthère, du filet; constitution histologique de la paroi), ne s'attaquent-elles pas, en tout premier lieu, à l'élément essentiel : le grain de pollen.

Répondre à cette question, signifie apprécier la valeur sexuelle d'un grain de pollen d'apparence normale, contenu dans une étamine également normalement constituée. Il va de soi que cette réponse est plus difficile à fournir que celle ayant trait à la valeur sexuelle d'un sac embryonnaire, qui se traduit par la fertilité ou la stérilité du pistil. Un examen cytologique seul, peut nous renseigner sur la valeur sexuelle d'un grain de pollen.

Dans ce but, nous avons examiné le grain de pollen de quelques espèces de Dipsacacées, fixant notre attention, avant tout, sur les phénomènes nucléaires s'accomplissant à l'intérieur du gamétophyte mâle. — Supposant que l'influence de la tendance vers l'état unisexué femelle peut, pour une étamine et un pollen de dimension et de constitution normales, se manifester avant que le pollen soit arrivé au terme de son évolution; nous avons également étudié, outre le noyau, l'ensemble des phénomènes satellites liés au développement du gamétophyte mâle.

Méthode.

Nos recherches cytologiques sur la génération haploïde mâle des Dipsacacées, ont été limitées aux représentants de cette famille spontanés dans l'Est de la France, et plus spécialement à ceux de l'Alsace. Nous avons étudié : *Dipsacus silvestris*, *D. laciniatus*, *D. pilosus*, *Knautia silvatica*, *K. arvensis*, *Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis*. Nous avons complété cette série, par quelques espèces étrangères vivant au Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, à savoir : *Morina longifolia* et *Cephalaria tatarica* : ce qui nous a permis de comparer au point de vue cytologique ces deux espèces aux Dipsacacées de notre région.

Récolte. — La récolte des échantillons a été commencée dès les mois de juillet-août 1930. Reprise en septembre 1931, elle a été poursuivie pendant les années suivantes, jusqu'en 1935 inclusivement. Les organes ont été récoltés, soit à l'état spontané, soit sur notre terrain d'expérience du Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg.

Si la première méthode présente le grand avantage d'opérer sur des échantillons provenant d'individus végétant dans leur milieu naturel, nous avons fini par reconnaître que la dernière méthode présente, elle aussi, des avantages sérieux. En effet, sur nos plates-bandes d'essais, les individus sont régulièrement alignés et numérotés. Ils peuvent donc être suivis pendant toute une saison et d'une année à l'autre. Si, dans ces conditions, une particularité cytologique vient à être observée, on peut se reporter à l'individu qui en est le siège et le soumettre à un examen continu et plus approfondi : chose ordinairement impossible si la cueillette a été faite dans la nature.

Bien que, sur nos plates-bandes, nos Dipsacacées ne trouvent pas toujours les conditions réalisées dans leur habitat naturel, elles y végètent, fleurissent et fructifient normalement, et ne semblent pas sensiblement influencées par ce nouveau milieu.

Les organes cueillis étaient des capitules à tous les stades de développement : de 2 à 3 mm. de diamètre, encore complètement entourés par les bractées, jusqu'aux capitules pourvus de fleurs complètement épanouies. Dans les cas des fleurs épanouies, nous avons tenu compte : 1° de l'état des étamines suivant que leurs filets étaient encore courbés en crosse ou dressés; 2° du sexe de l'individu.

Les organes détachés, de préférence aux ciseaux (ce qui évite une compression inévitable quand on opère avec la main), sont immergés sur place dans de l'alcool à 30°. Ce degré convient à presque tous les stades (les grains mûrs eux-mêmes n'éclatent pas). Cependant les éléments à contenu très aqueux et fortement vacuolisé, nécessitent l'emploi d'alcool de titre plus faible (20° ou 25°). — Pour le cas où les bractées mères des fleurs sont fortement scarieuses (*Cephalaria*, *Dipsacus*), l'inflorescence a été disséquée préalablement, et nous n'avons utilisé que les organes floraux à l'exclusion des organes accessoires. — Dans le cas des genres *Knautia*, *Scabiosa* et *Succisa*, des capitules entiers ont été immergés après l'ablation des bractées de l'involucre. — Dans le cas du genre *Morina*, nous avons prélevé isolément des fleurs épanouies ou des boutons floraux.

Après un séjour de 24 heures dans des liquides de titre alcoolique croissant : 30°, 50°, 75°, les échantillons ont été conservés jusqu'au moment de l'emploi, dans de l'alcool à 95°. A ce moment, et avant la fixation, les organes ont été lavés, jusqu'à élimination comlpète de toute trace d'alcool.

Fixation. — Trois fixateurs ont été employés :

1° *Fixateur acéto-chromique :*

Acide chromique	1
Acide acétique cristallisable	5
Eau distillée *ad*	100

2° *Fixateur de* Flemming (solution faible) :

Solution A.	Acide chromique à 1%	25
	Acide acétique cristallisable	10
	Eau distillée	55
Solution B.	Acide osmique à 1%	10

Au moment de l'emploi, les deux solutions ont été mélangées.

3° *Fixateur de* Bouin :

Solution aqueuse d'acide picrique	120
Formol à 40%	20
Acide acétique cristallisable	4

Dans les cas où le fixateur de Bouin a été employé, les organes ont été immergés dans ce liquide dès le moment de la récolte. — Après cinq jours, nous avons lavé à l'alcool à 70°. Pour les deux autres fixateurs, le mode opératoire a été le même. — Après un séjour de 48 heures dans le liquide, les surfaces en contact ayant été renouvelées de temps en temps par agitation, nous avons effectué un lavage continu ou discontinu, jusqu'à élimination complète du fixateur.

La *déshydratation* a été effectuée par un passage successif dans les liquides alcooliques suivants : alcool à 30° (24 heures); alcool à 50° (24 heures); alcool à 80° (24 heures); alcool à 95° (24 heures); alccool absolu, renouvelé après 24 heures (48 heures).

L'élimination de l'alcool a été obtenue par le passage dans les liquides sui-

vants : alcool-xylène à 30% de xylène (24 heures) ; alcool-xylène à 70% (24 heures) ; xylène pur (24 heures).

L'élimination du xylène fut obtenue en maintenant à l'étuve les organes dans les mélanges suivants de xylène et de paraffine : 1° xylène saturé à froid de paraffine (24 heures) ; 2° mélange à 75% de paraffine (3 jours) ; 3° paraffine pure (3 à 8 jours pour éliminer complètement le xylène). — En été, nous avons employé une paraffine fondant à 70°/72°. Celle employée en hiver avait un point de fusion plus bas : 58°/60°.

Coupes. — Les coupes effectuées au microtome MINOT, avaient les épaisseurs de 1/100, de 1/150 ou de 1/200 de mm. Les coupes les plus fines ont été pratiquées pour l'étude des stades très jeunes (réduction chromatique et stades antérieurs).

Le ruban de paraffine découpé et déposé *dans un ordre bien déterminé et toujours le même,* sur des lames nettoyées à l'alcool chlorhydrique et légèrement enduites d'ovalbumine glycérinée, a été étalé sur de l'eau par l'action ménagée de la chaleur. Les lames ont été séchées. Les coupes ont été fixées par coagulation de l'albumine.

L'élimination de la paraffine a été obtenue par dissolution dans du xylène sur les lames légèrement chauffées. Les lames ont été ensuite reprises, sans les laisser sécher, par : alcool-xylène, alcool absolu, alcool à 95°, alcool à 80°, alcool à 50°, alcool à 30°, eau distillée.

Coloration. — Nous avons eu recours à trois méthodes de coloration :

1° Coloration par l'*Hématoxyline ferrique* de HEIDENHAIN (1892, **70**, p. 118). — Les coupes traitées comme il vient d'être dit, sont mordancées par immersion pendant trois heures dans une solution aqueuse de sulfate double d'ammoniaque et de sesquioxyde de fer à 5%. Lavées à grande eau, les lames passent dans une solution aqueuse d'hématoxyline à 0,5‰, où elles séjournent pendant 12 heures. — Après lavage, on différencie à l'aide d'une solution d'alun ferrique du même titre que celle qui a servi au mordançage. *Cette régression est suivie au microscope.*

2° *Coloration à la Safranine.* — Ce colorant a été employé en solution dans de l'eau anilinée. Cette dernière se prépare en mélangeant de l'eau distillée et de l'huile d'aniline, et en agitant fréquemment. Au moment de l'emploi, on filtre. Dans l'eau saturée d'aniline, ainsi obtenue, on verse un volume égal d'une solution alcoolique de safranine : le mélange définitif ayant une teneur de 0,5% en safranine. L'aniline fait, ici, fonction de mordant, et accélère ainsi la manipulation (DOP et GAUTIÉ, 1928, **41**, p. 175).

Les lames débarrassées de paraffine et de xylène restent pendant 12 heures dans la solution ainsi composée. — La régression est obtenue au moyen de l'alcool chlorhydrique (alcool à 95° : 100 cc., et acide chlorhydrique concentrée : 10 gouttes). La différenciation, rapide dans ces conditions, exige entre 20 et 30 secondes. Ce temps a été mesuré à l'aide d'un chronographe. *La marche de la décoloration fut suivie au microscope.*

3° *Violet de Gentiane.* — La technique employée ici, est en tous points analogue à celle suivie dans le cas de la safranine.

Nous avons quelquefois pratiqué une coloration de fond : par le Brun Bismarck, en solution aqueuse à 0,5%, ou par l'éosine en solution aqueuse à 1%, sur les coupes

traitées par la méthode de HEIDENHAIN; par le Bleu d'aniline en solution aqueuse à 1%, sur celles colorées par la safranine.

Après la différenciation ou la coloration de fond, les coupes lavées à l'eau ont été déshydratées par immersions successives dans des liquides alcooliques de titres de plus en plus forts : 30°, 50°, 80°, 95°, 100°. Les lames ont été ensuite privées d'alcool par des lavages à l'aide de mélanges de xylène et d'alcool absolu, puis par du xylène pur. Ensuite, et sans laisser sécher, les coupes ont été montées dans du baume du Canada.

L'emploi de divers colorants s'imposa au moment de l'étude approfondie des phénomènes nucléaires postérieurs à la division spermatogénétique. En effet, si les colorations obtenues par l'hématoxyline permettaient de suivre les cellules ou noyaux reproducteurs jusque dans le grain de pollen germant sur le stigmate, il n'en était pas de même du noyau végétatif. Les différentes phases que parcourt ce dernier noyau, depuis le moment de la division de la cellule reproductrice jusqu'à la maturité du grain de pollen, ne purent être fixées exactement que grâce à l'emploi combiné de l'hématoxyline, de la safranine et du violet de gentiane. — Nous faisons également remarquer que ces deux derniers colorants ne convenaient, ni à l'étude des stades antérieurs à la division spermatogénétique, ni à celle du sort des éléments reproducteurs.

BRAUN (1929, **8**, p. 7) rapporte que les grains de pollen mûrs de Dipsacacées colorés par l'Hématoxyline, ne pouvaient pas être différenciés par la méthode de HEIDENHAIN. Aussi a-t-il délaissé cette coloration, pour employer celle à base de safranine — bleu d'aniline. — A ceci, nous pouvons répondre que nous sommes arrivés à différencier nettement, par l'alun de fer et d'ammoniaque, des grains de pollen mûrs colorés par l'hématoxyline. Les noyaux, noirs ou bleu foncé, aux contours très précis, se trouvaient au sein d'un protoplasme à peine teinté en bleu violet pâle. — A cet effet, nous nous sommes servi d'une solution d'hématoxyline, de préparation assez récente : 1 jour à quelques semaines. Une même solution ne servait qu'à trois, ou au maximum à quatre colorations. Les lames, après chaque immersion dans le liquide de différenciation et après lavages à l'eau, furent immergées dans de l'alcool à 95°. A ce moment, nous avons contrôlé le degré de différenciation au microscope. — Nous faisons toutefois remarquer que si, de cette façon, nous arrivions toujours à obtenir des grains mûrs parfaitement différenciés, il n'en était pas de même de quelques stades antérieurs à l'état mûr et postérieurs à la mitose spermatogénétique. La différenciation des grains colorés par l'hématoxyline était particulièrement ardue pour les grains de pollen de *Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis*. Mais, comme ces stades sont caractérisés par des particularités intéressant avant tout le noyau végétatif, des colorations de contrôle à la safranine ou au violet de gentiane nous renseignaient sur les phénomènes nucléaires dont le grain de pollen était le siège à ce moment.

Tous nos examens cytologiques ont été effectués au moyen d'un microscope binoculaire muni d'objectif à immersion homogène fournissant des grossissements de 1860 et de 2.092 diamètres. Les dessins ont été pratiqués à l'aide du *Pléïographe* de M. BOHN (1927, **7**).

SOUS-CHAPITRE I

Etude du développement de l'appareil sexuel mâle

Comme nous l'avons dit plus haut, cette étude comprendra l'examen complet de la phase haploïde mâle. Nous y joindrons celui du tissu sporogène, de même que celui des tissus assurant la protection ou la nutrition des éléments sexuels. Mais le but principal de nos recherches est l'*étude détaillée des phénomènes nucléaires qui ont leur siège dans la microspore.*

Nous avons choisi *Knautia arvensis* comme type d'étude. Nous examinerons donc, dans cette espèce, le développement de la paroi de l'anthère et du pollen, depuis le stade de la cellule archésporiale primaire, jusqu'au grain de pollen mûr germant sur le stigmate. — Connaissant ainsi les faits concernant *Knautia arvensis*, nous étendrons nos recherches aux autres espèces, déjà citées, pour mettre en lumière les traits communs et les traits différentiels. — Cette *étude comparative* n'intéressera que les microspores mûres ou voisines de la maturité.

Étude de la formation de la paroi de l'anthère et des cellules-mères du pollen chez Knautia arvensis.

Le stade le plus jeune que nous ayons rencontré, a été observé dans une *coupe transversale* d'un capitule de *Knautia arvensis* de 2 mm. de diamètre. Cette coupe transversale permet de distinguer les quatre jeunes anthères groupées autour du style. Une jeune anthère considérée isolément se présente, en section transversale, sous la forme d'un trapèze aux angles plus ou moins arrondis. Le côté qui regarde l'axe de la fleur, est creusé d'un sillon longitudinal. L'ensemble de ce massif cellulaire est limité à l'extérieur par un épiderme à cellules rectangulaires contenant un gros noyau arrondi pourvu de plusieurs nucléoles. L'intérieur du massif est formé par un tissu non différencié. — Aux quatre angles du trapèze cependant, on aperçoit une ou deux cellules sous-épidermiques qui se distinguent des autres cellules de la jeune anthère par leur *taille plus grande*, leur *cytoplasme plus dense*, leur *noyau plus volumineux* à réseau chromatique très apparent : ce sont, d'après la terminologie de SCHNARF (1929, 122, p. 1), les cellules archésporiales primaires. Le noyau de ces cellules archésporiales, comme celui des autres cellules du massif, contient plusieurs nucléoles. Parmi les cellules de ce massif trapézoïde, les unes sont au repos, les autres en voie de division.

Les quatre cellules sous-épidermiques ne tardent pas à se diviser, et cette mitose produit, par un cloisonnement tangentiel, deux cellules superposées l'une à l'autre : une nouvelle cellule sous-épidermique et une cellule plus interne qui est une cellule archésporiale secondaire, appelée encore cellule-mère primordiale du pollen ou simplement cellule archésporiale.

C'est de cette (ou de ces nouvelles cellules sous-épidermiques : assise pariétale primordiale, MASCRÉ, 1921, **98**, p. 3), que va naître la paroi de l'anthère. Ces cellules alternent avec celles de l'épiderme, dont elles se distinguent également par leur taille plus volumineuse. — La (ou les) cellule archésporiale secondaire a gardé les mêmes caractères qu'auparavant. Elle est plus grande que celle de l'assise pariétale primordiale. Cette dernière entre bientôt elle-même en division, ce qui amène la formation de deux assises cellulaires entre l'épiderme et les cellules archésporiales. Il est à remarquer que les cellules sous-épidermiques voisines, qui ne proviennent pas du cloisonnement des cellules archésporiales primaires, prennent également part à cette division tangentielle. — Les éléments de ces deux assises sous-épidermiques sont disposés en file radiale, ce qui les distingue des cellules voisines.

L'évolution de la paroi se poursuit. Ce sont les cellules de l'assise sous-épidermique qui vont entrer en division dans le sens tangentiel : ce qui amène le nombre des assises pariétales à quatre, à savoir : un épiderme et trois couches sous-épidermiques à éléments alignés en files radiales en discordance avec ceux de l'épiderme. Ces trois couches sont, de l'extérieur vers l'intérieur : 1° celle qui deviendra plus tard l'assise mécanique; 2° l'assise transitoire; 3° l'assise nourricière ou tapis.

Peu de temps après le cloisonnement de l'assise sous-épidermique, les quatre couches pariétales présentent les caractères suivants (*fig.* 61 et 62) : l'assise nourricière est formée de cellules dont le protoplasme commence à se vacuoliser; on n'y aperçoit encore qu'un seul noyau à plusieurs nucléoles. Ces cellules sont plus volumineuses que celles de chacune des trois autres couches pariétales. — L'assise transitoire est formée par des cellules comprimées et aplaties, dont le noyau s'est fortement allongé dans le sens tangentiel. — Les cellules qui vont se transformer en cellules mécaniques sont de forme rectangulaire, mais moins hautes que celles du tapis. A ce moment, le protoplasme commence à se vacuoliser légèrement, alors que le noyau conserve une allure encore complètement normale. — Les cellules de l'épiderme maintiennent leur forme rectangulaire, leur noyau arrondi et polynucléolé, mais le protoplasme prend une structure spongieuse consécutive à l'apparition de vacuoles.

Nous constatons donc que le mode de formation des couches pariétales obéit aux lois découvertes par WARMING (1873, **152**, p. 33) et ENGLER (1876, **45**, p. 309), chez des espèces d'autres familles : les différentes couches pariétales apparaissent dans un ordre centrifuge, et la cellule-mère primordiale, la cellule nourricière, la cellule transitoire et la cellule mécanique sont des cellules sœurs.

La jeune anthère de *Knautia arvensis* est donc construite sur le plan général que ENGLER a mis en évidence pour les anthères des Métaspermes, à savoir : que chaque étamine possède deux sacs antérieurs et deux sacs postérieurs.

Le développement de la paroi de l'anthère et du tissu sporogène de *Knautia arvensis*, obéit également au schéma établi par WARMING (*l. cit.*) pour différents représentants des familles des Composées, des Légumineuses, des Crucifères, des Solanacées, des Scrophulariacées, des Labiées, des Borraginacées, des Rubiacées, des Malvacées, à savoir que la première couche *périblématique* de l'anthère est la couche mère, à la fois du pollen et des couches pariétales des sacs situées au-dessous de l'épiderme. Cette division a lieu aux quatre angles de la jeune anthère, à l'emplacement des futurs sacs polliniques. L'auteur rapporte également que, dans des cas plus rares (*Tropaeolum*, peut-être plusieurs Monocotylédones et d'autres), des cellules méristématiques,

situées à l'intérieur de cette première couche périblématique, paraissent prendre part à la formation du pollen.

C'est à la même modalité qu'obéissent les Labiées étudiées par M. Guérin (1919, **61**, p. 182) : « *Plusieurs cellules de la jeune anthère, voisines de l'épiderme, situées dans les quatre régions correspondant aux futurs sacs polliniques, se subdivisent transversalement pour isoler, vers l'intérieur, suivant le processus ordinaire, les cellules mères primordiales du pollen. Les nouvelles cellules sous-épidermiques se cloisonnent à nouveau, parallèlement à l'épiderme; des deux assises ainsi formées, l'intérieure donnera l'assise nourricière et l'externe se dédoublera pour former l'assise transitoire et l'assise mécanique.* »

M. Mascré (1922, **99**, p. 987) étudie l'évolution de l'étamine chez les Borraginacées suivantes : *Symphytum officinale, L., Anchusa italica* Retz, *Cynoglossum officicinale* L., *Borrago officinalis* L., *Echium vulgare* L., *Pulmonaria officinalis* L., et *Cerinthe major* L. L'auteur arrive à des conclusions semblables.

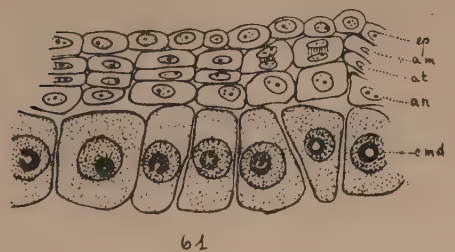
Connaissant ainsi l'origine des cellules-mères primordiales et des couches pariétales d'une jeune anthère de *Knautia arvensis*, nous allons examiner les transformations successives qu'elles vont subir au cours du développement. Nous étudierons d'abord l'*évolution des cellules-mères primordiales*.

Dans la famille des Dipsacacées, les cellules archésporiales secondaires ou cellules-mères primordiales du pollen, sont en même temps cellules-mères définitives du pollen. — Ce phénomène a été signalé par M. Goebel (**59**) en 1898. Ce dernier a remarqué que l'*archésporium* se présente chez *Knautia arvensis* sous la forme d'une file cellulaire. L'auteur fait remarquer, de plus, que, dans quelques sacs polliniques, ces cellules se dédoublent par une (parfois deux) menbrane dans le sens de la longueur, et que les rangées cellulaires ainsi formées deviennent des cellules-mères polliniques, alors que dans d'autres cas cette division n'a pas lieu : les cellules archésporiales se transformant directement en cellules-mères du pollen.

M. Lavialle (1936, **89**) a confirmé l'existence de cette file de cellules-mères à la fois primordiales et définitives. En coupe transversale, cet auteur a également observé l'existence au même niveau de deux ou trois cellules-mères. Mais en coupe longitudinale, il n'a jamais rencontré qu'*une file unique :* cette file pouvant présenter, à certains niveaux, une sorte de hernie provoquée par l'existence de deux, trois et très exceptionnellement quatre cellules-mères. — Nous avons confirmé les observations de M. Lavialle, et, de plus, nous avons pu établir que l'existence de deux ou même trois cellules-mères au même niveau, remonte très haut dans l'histoire du développement des anthères de *Knautia arvensis*. En effet, dans les plus jeunes stades, quand, au-dessous de l'épiderme, se différencient les cellules archésporiales primaires, cette disposition singulière s'observe déjà : on peut avoir affaire, soit à une, soit à deux ou trois cellules archésporiales primaires placées côte à côte. Cette même disposition se retrouve après la première division, par conséquent chez les cellules archésporiales secondaires.

Cet alignement de cellules archésporiales ne se trouve pas seulement chez les Dipsacacées. Coulter et Chamberlain (1903, **34**, p. 38-39) rapportent que, dans un certain nombre de cas, les cellules-mères primordiales deviennent cellules-mères définitives sans aucune division. Il en est ainsi chez *Malva, Datura, Mentha* et *Chrysanthemum.*

Les cellules-mères primordiales devenant ainsi directement cellules-mères définitives, des changements importants se font sentir au niveau de cette file de cellules sporogènes. Le rapport nucléoplasmatique est le premier phénomène qui fixe l'attention. Dans les cellules archésporiales primaires, et même dans les cellules archésporiales secondaires, peu de temps après leur division, le noyau occupe, à lui seul, la presque totalité du volume cellulaire. Au contraire, quand la paroi de l'anthère est constituée, et même un peu avant ce moment, on voit que la cellule s'est fortement agrandie, les contours sont nettement polygonaux, le cytoplasme est devenu plus important, de sorte que le rapport « noyau sur cytoplasme » a fortement diminué. Le cytoplasme, de structure granuleuse très dense, ne renferme aucune vacuole. Le noyau, dont les contours sont nettement circulaires, possède un réseau chromatique plus serré que dans les stades antérieurs : de *plurinucléolé* il est devenu *uninucléolé*. L'unique nucléole est caractérisé par une zone centrale claire et une zone périphérique intensément colorée en noir (*fig.* 61). Cette zone périphérique du nucléole fixe fortement l'hématoxyline. Elle peut se présenter sous divers aspects (*fig.* 61) : ou bien il s'agit d'une zone centrale claire entourée par un bourrelet circulaire continu; ou bien la zone périphérique est discontinue : elle peut alors être interrompue à un, deux ou trois endroits différents, ou bien encore cette zone périphérique, au lieu d'être nettement circulaire, peut être irrégulière. Cette coloration intense de la périphérie du nucléole a été observée, et figurée par Risse (1929, **116**) chez *Scabiosa stellata*. La zone périphérique colorée du nucléole qu'il représente est continue. L'auteur dit que le nucléole est vacuolisé.



61

Fig. 61. — *Knautia arvensis.*
Coupe longit. de l'anthère jeune : *ép*, épiderme; *am*, assise mécanique non différenciée; *at*, assise transitoire; *an*, assise nourricière; *cmd*, cellules-mères définitives du pollen. — Gr. ; 600.

Réduction chromatique. — Un stade plus avancé est caractérisé par des phénomènes nucléaires se traduisant, en premier lieu, par un affaiblissement de la ligne de démarcation entre noyau et cytoplasme : ligne si bien précisée dans le stade antérieur. Le caryoplasme subit une contraction, et, pendant que le nucléole prend une coloration uniforme, un remaniement important semble s'effectuer dans le caryoplasme : dans les mailles du réseau chromatique déjà signalé, apparaissent des masses ou grumeaux chromatiques aux formes irrégulières, intensément colorés en noir, dispersés dans le caryoplasme. Peu nombreux et de faibles dimensions au début, ces grumeaux deviennent très vite importants et nombreux; ils s'assemblent et entraînent filaments chromatiques et nucléole vers un des pôles de la cavité nucléaire. Ce stade fixe aussitôt l'attention du cytologiste, par l'état particulier que revêt le noyau : toute la cavité nucléaire paraît vide, les éléments chromatiques étant réunis d'un côté (*fig.* 62 et 63). Parmi ces éléments, on distingue le nucléole qui, perdant peu à peu son affinité pour l'hématoxyline à partir de la région centrale, diminue simultanément de volume. Dans le peloton chromatique, il est difficile de distinguer le réseau des grumeaux chromatiques apparus, et en même temps les limites de la cavité nucléaire deviennent floues. Ce stade est caractéristique du *synapsis*. Nous sommes donc en pleine prophase réductionnelle. Ce qui est important à remarquer, c'est que les stades

antérieurs : formation de noyaux uninucléolés, affaiblissement des limites nucléaires, contraction du contenu nucléaire avec apparition d'amas chromatiques, se suivent de très près; car dans une même coupe de capitule tous ces stades peuvent se rencon-

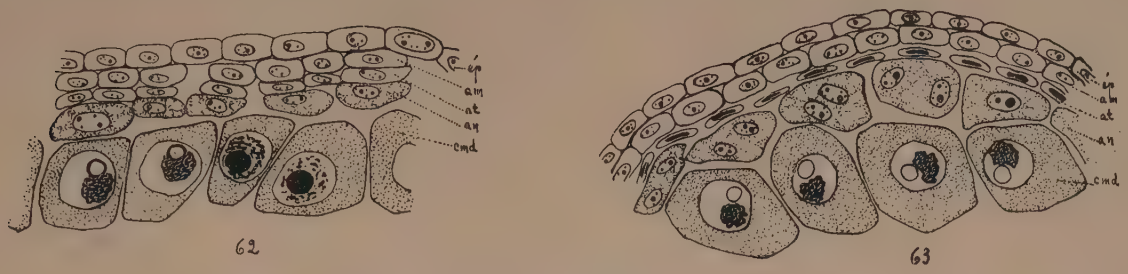


FIG. 62 et 63. — *Knautia arvensis.*
Coupes longit. d'anthères jeunes. — Gr. : 600 (Même légende que pour la figure 61).

trer. Le stade *synapsis*, au contraire, doit être de durée plus étendue, étant donné que, dans des coupes de capitules, les anthères de toutes les fleurs montraient l'ensemble des cellules du tissu sporogène au stade *synapsis*.

A la fin du stade *synapsis*, on remarque une faible affinité du nucléole pour les matières colorantes. Le peloton chromatique, au lieu de persister à l'un des pôles du noyau, se délie et la substance chromatique envahit la cavité nucléaire qui se vacuolise. Ces limites entre noyau et cytoplasme, bien que floues, se distinguent facilement. Pendant que le peloton chromatique se délie, il se présente sous la forme d'une masse peu colorée en noir-bleu, dans laquelle on voit s'individualiser des fragments fortement colorés, de forme courte et trapue, dont le nombre n'a pas pu être évalué par nous. Les chromosomes sont en train de s'individualiser; mais ils ne le sont pas assez pour permettre de les compter. Pendant ce temps, le cytoplasme prend une structure vacuolisée, la limite du noyau devient de moins en moins visible. A ce moment, le nucléole, bien que très peu colorable, est encore nettement visible.

FIG. 64 et 65. — *Knautia arvensis.*
Coupes transv. d'anthères jeunes. — Gr. : 800 (Même légende que pour la figure 61).

A un stade plus avancé, le noyau, à contour irrégulier, contient, outre un nucléole presque invisible, un ensemble de seize chromosomes disséminés dans la cavité nucléaire (*fig.* 64). Ces chromosomes se présentent sous la forme de bâtonnets courts, légèrement courbés : les deux extrémités étant plus fortement colorées que la partie médiane. La membrane de la cellule sporogène s'épaissit alors. Le cytoplasme et le

caryoplasme sont redevenus uniformément granuleux. Le stock chromosomique diploïde s'est individualisé.

Le stade suivant que nous avons observé correspond à la métaphase (plaque équatoriale) de la division hétérotypique (*fig.* 65). La membrane de la cellule sporogène s'est fortement épaissie, la limite nucléaire a complètement disparu et le cytoplasme, dense et granuleux, occupe tout l'espace cellulaire. La plaque équatoriale a été observée par nous dans deux plans différents : de face et de profil (*fig.* 65). Dans le premier cas, la mitose coupée suivant un plan perpendiculaire à l'axe du fuseau, montre des chromosomes épais globuleux dont certains sont encore disposés par paires, alors que d'autres sont déjà devenus indépendants. Si les chromosomes ont pu être comptés assez facilement dans la plaque équatoriale vue de face, il n'en était pas de même dans la coupe passant par l'axe du fuseau. Les chromosomes sont, en effet, serrés les uns contre les autres, ce qui rend une numération très délicate.

A la télophase de la division hétérotypique, nous voyons se constituer une cellule binucléée à *n* chromosomes. Les deux noyaux qui viennent d'être constitués sont réniformes, placés à deux endroits diamétralement opposés de la cellule, entièrement remplie par un cytoplasme dense non vacuolisé. On y aperçoit encore les vestiges des filaments achromatiques du fuseau. A l'intérieur du jeune noyau, on remarque un ensemble d'amas chromatiques qui, au début au moins, semble coïncider avec le nombre *n* de chromosomes (*fig.* 66). Au cours de cette division les cellules sporogènes tendent à s'arrondir.

FIG. 66 et 67. — *Knautia arvensis.*
Coupes d'anthères montrant la télophase de la division hétérotypique (66) et les divisions homéotypiques (67) *cmd*, cellules-mères définitives du pollen; *an*, assise nourricière. — Gr. : 800.

La division hétérotypique n'est pas suivie d'une division cellulaire. Mais la cellule ne reste pas longtemps au stade binucléé. A la division hétérotypique fait bientôt suite la division homéotypique. Les deux noyaux précédemment formés entrent en mitose pour constituer une cellule tétranucléée.

Nous avons pu observer, chez *Knautia arvensis*, que la division de la diade en tétrade, peut s'effectuer de deux façons différentes :

1° Suivant le type quadratique : les deux noyaux de la diade forment deux fuseaux à axes parallèles situés dans le même plan. Les quatre noyaux qui en dérivent sont donc aussi situés dans un même plan (*fig.* 67, *a*), RISSE a observé ce phénomène chez *Cephalaria leucantha*.

2° Suivant le type tétraédrique, qui est de beaucoup le plus fréquent. Les deux noyaux de la diade donnent naissance à deux fuseaux perpendiculaires l'un par rapport à l'autre. Les axes de ces deux fuseaux se trouvent donc eux-mêmes dans deux plans perpendiculaires l'un sur l'autre. Il en résulte que les quatre noyaux de la tétrade ainsi constituée occupent les quatre sommets d'un tétraèdre (*fig.* 67, *b*).

Nous avons pu observer des états intermédiaires entre le type quadratique et le type tétraédrique : ainsi, les axes des deux fuseaux, au lieu d'être parallèles et dans un même plan, comme le veut le mode quadratique, se trouvent dans deux plans différents faisant entre eux un angle aigu et non droit comme le voudrait le mode tétraédrique (*fig.* 67, *c*). Ces divers modes peuvent se rencontrer, non seulement à l'intérieur des anthères d'une même fleur, mais même à l'intérieur d'un même sac pollinique.

Naissance et évolution de la cellule pollinique.

La cellule tétranucléée ne va pas tarder à donner naissance à quatre cellules uninucléées, et cela suivant un mode très spécial, que RISSE a représenté pour *Cephalaria leucantha*, et BRAUN pour *Knautia arvensis* et quelques autres espèces de Dipsacacées. En effet, la cellule tétranucléée se divise en quatre cellules uninucléées. Des fissures ou étranglements apparaissent au milieu de chaque face du tétraèdre. Ces étranglements progressent par voie centripète et finissent par former quatre cellules uninucléées.

Ce mode particulier de division simultanée de la cellule sporogène tétranucléée, en quatre jeunes cellules polliniques par étranglement, se retrouve dans d'autres plantes encore : SCHNARF cite à ce propos, parmi les Gamopétales, les familles des Primulacées, Convolvulacées, Polémoniacées, Nolanacées, Solanacées, Scrophulariacées, Caprifoliacées, Rubiacées, Valérianacées, Cucurbitacées, Campanulacées, Composées. — Parmi les Apétales et Dialypétales, les familles des Cannabacées, Saururacées, Polygonacées, Chénopodiacées, Phytolaccacées, Nyctaginacées, Caryophyllacées, Hamamélidacées, Magnoliacées, Anonacées, Calycanthacées, Renonculacées, Nymphéacées, Sarracéniacées, Papavéracées, Crucifères, Droséracées, Caricacées, Passifloracées, Saxifragacées, Rosacées, Mimosacées, Papilionacées, Thyméléacées, Œnothéracées, Malvacées, Tropaeolacées et Ombellifères. — Parmi les Monocotylédones, les Iridacées (SCHNARF, 1929, **122**, p. 23 à 26).

A l'intérieur de chacune des quatre cellules polliniques qui sont ainsi en voie de formation, on aperçoit un noyau allongé; le plus souvent il est situé au voisinage de la paroi externe. Ces noyaux renferment, outre des amas chromatiques, un nucléole nettement visible. Déjà au cours de l'étranglement aboutissant à la tétrade, le noyau quitte sa position pariétale pour gagner une position plus centrale. Les quatre jeunes cellules polliniques se présentent finalement sous la forme d'éléments elliptiques à membrane mince, à protoplasme peu dense parfois vacuolisé (*fig.* 68). Ces éléments sont, en effet, à croissance rapide. Le noyau est le plus souvent arrondi et uninucléolé — Pendant ce temps, la membrane commune à ces cellules devient hyaline; bientôt elle cède à la pression interne et les quatre jeunes grains de pollen sont libérés.

Les quatre cellules ainsi séparées sont réniformes, mais elles ne tardent pas à présenter une section sensiblement triangulaire. A ce moment, la membrane qui les

entoure est mince et homogène; elle porte à sa surface des aspérités encore très faibles. Cette membrane est interrompue à trois ou quatre endroits différents, correspondant aux trois ou quatre pores de germination déjà pourvus des ébauches des couvercles. — A l'intérieur de la coque ainsi constituée, on aperçoit un cytoplasme dense, granuleux, qui s'est décollé de la paroi en raison de l'accroissement très rapide de cette

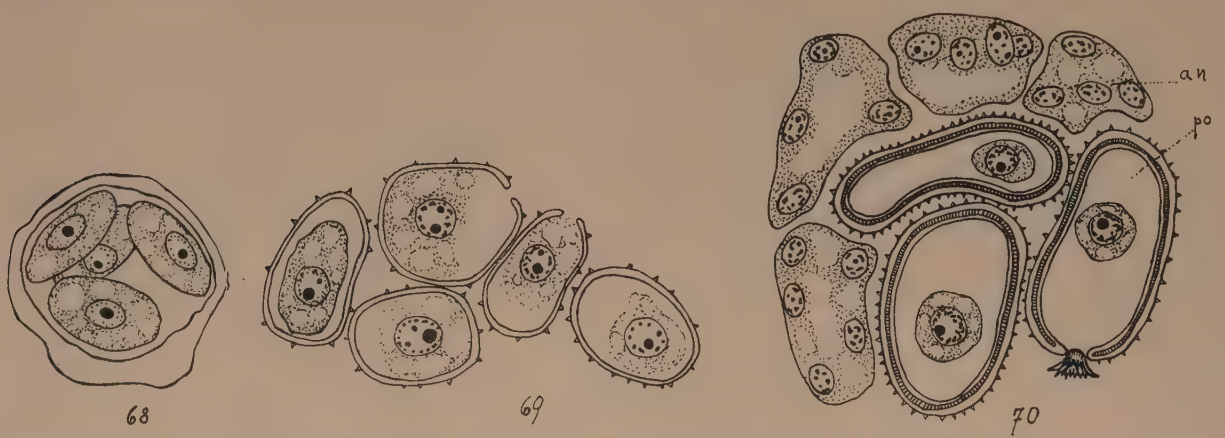


FIG. 68, 69 et 70. — *Knautia arvensis.*
68 : tétrade pollinique; 69 : jeunes grains uninucléés; 70 : grains uninucléés en évolution : *an*, assise nourricière; *po*, grain de pollen. — Gr. : 800.

dernière. Au milieu de ce cytoplasme, on aperçoit un noyau volumineux et nettement arrondi, en général polynucléolé. Ce cytoplasme ainsi décollé, se creuse bientôt de vacuoles (*fig.* 69).

Plus tard (*fig.* 70), la coque, continuant à grandir, prend une couleur franchement jaune. Le cytoplasme spongieux, ratatiné, qui contient un noyau d'apparence normale, occupe une partie très réduite de l'énorme cavité du grain. Ces grains qui, par la structure et la couleur de leur membrane se rapprochent déjà beaucoup des grains adultes, s'en distinguent néanmoins par leur forme : ces grains présentent une section ovale, arrondie, ou sont comprimés latéralement au niveau de l'équateur : ce qui leur donne une forme en biscuit (*fig.* 70).

Germination de la microspore.

Ultérieurement, quand la membrane est devenue d'un jaune clair brillant, le cytoplasme, devenu pariétal, entoure une énorme vacuole centrale. C'est à ce moment que l'unique noyau de grain, situé à un endroit où le cytoplasme est plus abondant, entre en mitose pour produire, d'une part le noyau végétatif et, d'autre part, le noyau reproducteur du grain. — Cette première mitose qui s'effectue dans le grain de pollen a été observée par nous chez *Knautia silvatica* (*fig.* 71 à *fig.* 73). Au début de cette mitose, le cytoplasme pariétal fait fortement hernie à l'endroit où se trouve le noyau. Ce dernier est énorme et de forme ovale. Il renferme un nucléole très gros et arrondi, se colorant fortement en noir par l'hématoxyline, contenant une ou plusieurs inclusions centrales arrondies, plus claires, et plusieurs inclusions périphériques plus petites. — La zone entourant immédiatement le nucléole est plus claire. Aussi longtemps que ce noyau est au repos, le caryoplasme est constitué par une matière finement granuleuse.

Au moment où le noyau entre en prophase, la cavité nucléaire montre, sur fond clair, un réseau chromatique très apparent. Pendant que les chromosomes s'individualisent dans la cavité nucléaire, le nucléole abandonne sa forme arrondie. La région périphérique de ce dernier commence à s'étirer à différents endroits, des sortes de pseudopodes apparaissent et en même temps son affinité pour le colorant diminue (*fig.* 71). Ce qui est très particulier, c'est que chacune des ramifications est en connexion

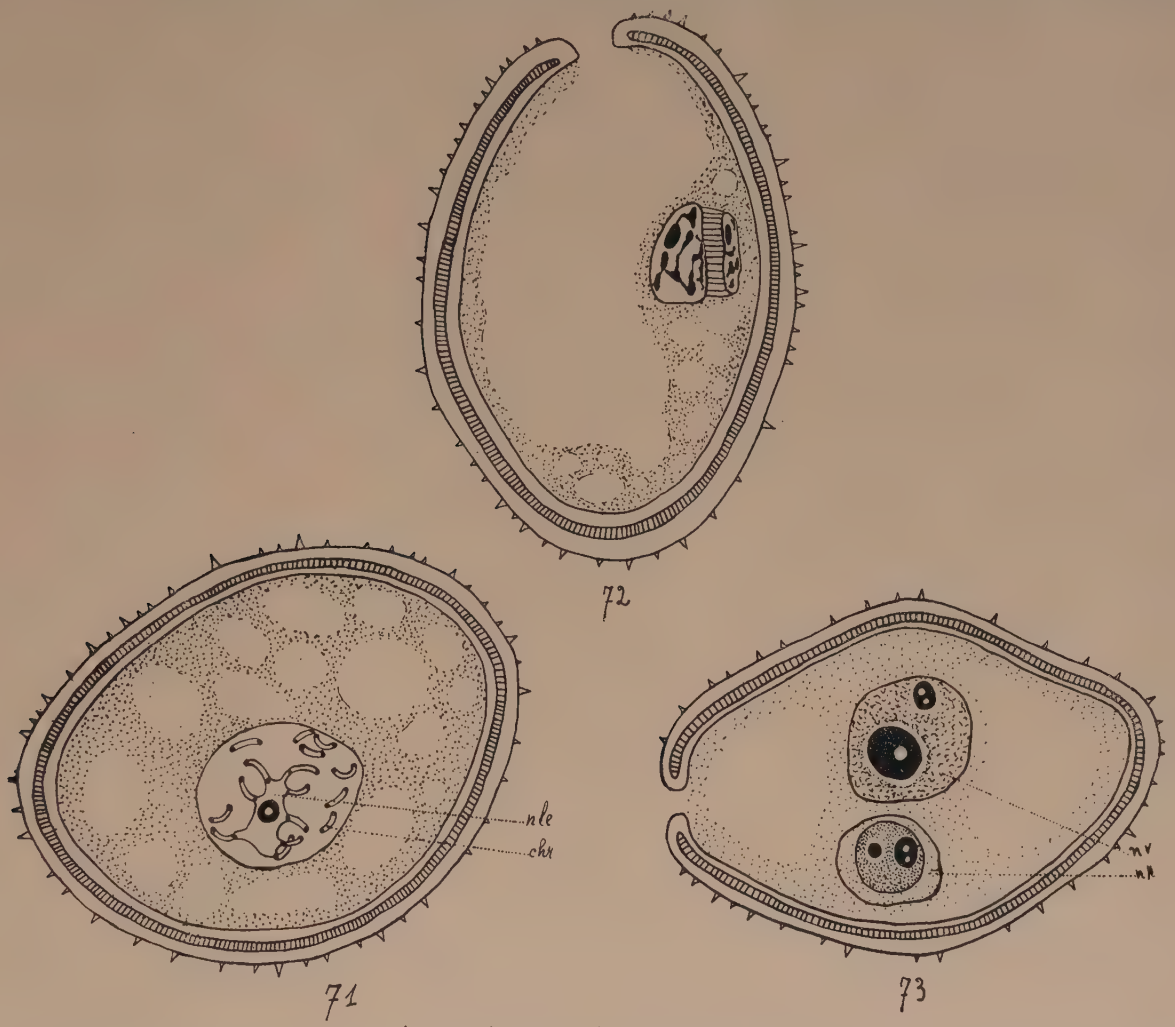


FIG. 71 à 73. — *Knautia silvatica.*

71 : prophase de la première mitose du noyau du grain uninucléé; 72 : télophase de cette première mitose; 73 : grain binucléé; *nle*, nucléole; *chr*, chromosome; *nv*, noyau végétatif; *nn*, noyau reproducteur. — Gr. : 800.

avec un chromosome. D'autres chromosomes sont libres dans le caryoplasme. Étant donné ce contact direct entre nucléole et chromosomes, on pourrait être amené à penser, que le nucléole constitue une réserve de chromatine, qui, au moment des mitoses, passe dans les chromosomes.

Cette opinion a été plus d'une fois défendue dans la littérature. Ainsi ZIMMERMANN (1896, **162**), est d'avis que la substance nucléolaire est employée à la formation des chromosomes.

VAN CAMP (1924, **13**), étudiant la mitose somatique chez *Clivia miniata* REG., trouve qu'au début de la prophase, le nucléole est en connexion avec les chromosomes.

Au cours de l'individualisation des chromosomes, le nucléole diminue de taille, perd ses affinités pour l'hématoxyline et enfin disparaît. Arrivés aux deux pôles, les chromosomes abandonnent leur substance chromatique qui se rassemble en une ou deux masses : le ou les nucléoles se reconstituent.

Au cours d'une étude sur les noyaux du connectif de *Arum maculatum*, M. SCHURROFF (1926, **129**, p. 9) arrive également à la conclusion que le nucléole doit être considéré comme une réserve de chromatine, utilisée pendant la mitose : l'intensité dans la coloration des chromosomes répond à une diminution dans l'intensité de la coloration du nucléole. L'auteur a également remarqué une connexion directe entre ces deux éléments.

M. GUILLERMOND, dans son traité de Cytologie végétale (1933, **64**, p. 222), à propos du comportement des nucléoles pendant la mitose, écrit : « *Pendant que les dimensions du nucléole décroissent, on observe, chez de nombreuses plantes, que cet élément est en contact plus ou moins intime avec les chromosomes en voie de formation. Les chromosomes adhèrent, soit par un point, soit par une plus grande longueur, au corpuscule nucléolaire, et leur accroissement paraît coïncider avec la régression du nucléole* ».

M. DE LITARDIÈRE (1935, **92**, p. 342), étudiant le méristème radiculaire de *Lupinus polyphyllus*, n'a jamais observé des contacts entre chromosomes et nucléoles sous forme d'émissions pseudopodiques. Cet auteur est d'avis que : « *la substance du nucléole, ou tout au moins une grande partie de sa substance, disparaît dans l'enchylème nucléaire destiné à se transformer en matière fusoriale et dans le fuseau; les nouveaux nucléoles qui réapparaissent à la télophase, dans les espaces interchromosomiques, ne seraient pas de néoformation, mais proviendraient d'une précipitation de la substance nucléaire contenue dans la partie de l'ancien fuseau qui a été englobée dans chaque noyau fille.* »

Nous avons pu compter, chez *Knautia silvatica*, seize chromosomes à la fin de la prophase.

Au moment de la télophase, le noyau situé au voisinage de la paroi est étroit et allongé (*fig.* 72). Il renferme de rares amas chromatiques et un caryoplasme vacuolisé. Du côté de l'intérieur du grain, on distingue un noyau énorme avec un grand nombre d'amas chromatiques plus ou moins indépendants et un caryoplasme peu dense. Ces deux noyaux, de volumes si inégaux, sont encore reliés l'un à l'autre par les filaments du fuseau achromatique. Ces filaments sont parallèles entre eux, ce qui s'explique par la faible distance existant entre ces deux noyaux (*fig.* 72). Le noyau le plus gros est le noyau végétatif du grain. L'autre est le noyau reproducteur qui, à la suite d'une mitose ultérieure, donnera les deux éléments sexuels : les gamètes.

Au moment où a lieu cette division du noyau primaire du grain de pollen, la plus grande partie de ce grain est encore occupée par une vaste vacuole centrale. Les deux noyaux nouvellement formés vont donc occuper une position pariétale, et resteront englobés dans le protoplasme appliqué contre la membrane et entourant la grande vacuole. — Dans une coupe orientée d'une façon telle, qu'elle présente ces deux noyaux côte à côte et au même niveau, on distingue les particularités suivantes (*fig.* 73). Le noyau végétatif, très gros, de forme arrondie, renferme deux nucléoles de tailles inégales. Ces nucléoles paraissent très souvent vacuolisés. Le caryoplasme très vaste est occupé par des granulations chromatiques peu serrées. Le noyau reproducteur, de volume beaucoup plus réduit, montre également deux nucléoles de tailles inégales

renfermant, eux aussi, des inclusions claires. — Le caryoplasme du noyau reproducteur est beaucoup plus dense que celui du noyau végétatif.

Le noyau végétatif, très grand, est l'élément nucléaire de la cellule végétative également très grande. Le noyau reproducteur, au contraire, est l'élément nucléaire d'une cellule de volume beaucoup plus réduit : la cellule reproductrice ou anthéridiale dont le cytoplasme, peu important par rapport au volume du noyau, entoure ce dernier complètement. Les deux cytoplasmes, celui de la cellule végétative comme celui de la cellule reproductrice, sont de structure dense sans vacuoles : celui de la cellule reproductrice, cependant, paraît plus compact que l'autre.

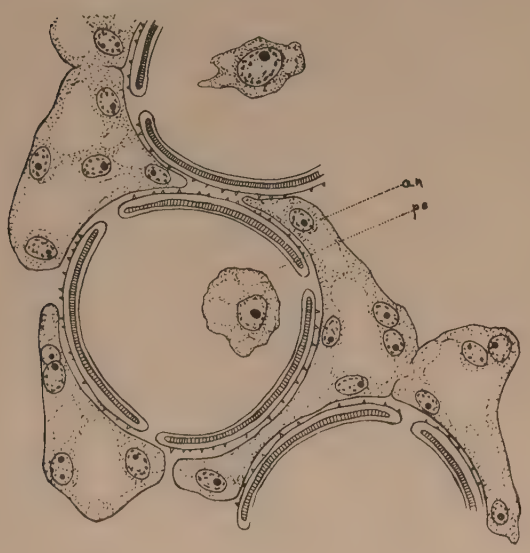
Les phénomènes ultérieurs qui, à partir de ce moment, vont se produire à l'intérieur du grain, intéresseront avant tout les éléments nucléaires. Avant de commencer cette étude, examinons ce qu'est devenue l'assise nourricière pendant ce temps.

L'assise nourricière ou tapis.

Le tapis joue un rôle très important dans la nutrition des microspores. Les cellules de cette assise élaborent les matériaux destinés à la construction des grains de pollen. — Suivant le comportement de ses éléments, on distingue : *a*) un *tapis sécréteur* (GOEBEL, 1898, **59**, p. 769) : les cellules restent en place et persistent jusqu'à la maturité des spores. Elles secrètent des substances dissoutes, utilisées par les cellules-mères des spores (*Selaginella*) ; *b*) un tapis amiboïde (GOEBEL, *l. c.*, SCHNARF, 1923, **122**, p. 242 à 245) : les cellules nourricières s'insinuent entre les grains de pollen. Dans ce cas, les protoplasmes des différentes cellules peuvent se fusionner en un *syncytium* : le *périplasmodium*. Exemples : Commélinacées : *Commelina cœlestis ; Tradescantia fluminensis, T. virginica; Rhœo discolor* (TISCHLER, 1915, **141**, p. 85) ; *Valeriana Phu, V. montana, V. aliariifolia, Valerianella olitoria, V. coronata, V. rimosa, V. eriocarpa, Centranthus ruber, C. macrosiphon, Fedia cornucopiae* et *Patrinia rupestris* (ASPLUND, 1920, **2**, p. 6) ; *Sagittaria sagittaefolia, Butomus umbellatus, Stratiotes aloides* (CLAUSEN, 1927, **24**) ; Composées-Cynarées (PODDUBNAJA 1931, **108**, p. 223).

Le tapis chez Knautia arvensis. — Au moment où les cellules-mères entrent dans le stade *synapsis*, les éléments de l'assise nourricière sont plus grands que ceux des autres assises pariétales. Ils sont de forme polygonale et allongés dans le sens tangentiel. L'unique noyau est multinucléolé ; le cytoplasme se vacuolise (*fig.* 62). Nous avons vu que la prophase réductionnelle s'étend sur une période relativement très longue. En effet, à la fin de ce stade, quand le peloton chromatique se résoud et que les chromosomes se sont individualisés, l'aspect des cellules nourricières a complètement changé. Extérieurement, elles sont adossées à la paroi du jeune sac constitué par deux assises à structure nette : l'épiderme et la future assise mécanique. L'assise transitoire est formée par des éléments en voie de résorption. Intérieurement, les cellules nourricières bordent la file des cellules sporogènes. Uninucléées au début de la prophase réductionnelle (*fig.* 62), binucléées vers le milieu de ce stade (*fig.* 63), elles sont nettement polynucléées (4, 5 ou 7 noyaux) au moment où les chromosomes s'individualisent (*fig.* 64). En même temps, les cellules du tapis subissent une augmentation considérable de leurs dimensions ; leur cytoplasme se vacuolise. Au début de la réduction de maturation, les cellules nourricières se détachent, en général, de la

paroi des sacs : phénomène que nous attribuons à l'augmentation de volume du sac; les cellules du tapis ne suivant pas toujours dans ce mouvement les deux couches pariétales (épiderme et assise mécanique). Les éléments de l'assise nourricière assiègent donc habituellement les cellules en tétrade. Plus tard, quand les jeunes grains sont devenus libres, ils sont toujours entourés par les éléments du tapis. Dès que les jeunes grains encore uninucléés sont au stade représenté par les figures 70 et 74, les cellules du tapis subissent des changements profonds. En coupe transversale, on les voit abandonner leur forme carrée; elles commencent à s'insinuer dans les interstices que laissent les grains de pollen entre eux, revêtant ainsi des allures amiboïdes (*fig.* 74). Nous avons constaté très souvent, qu'au point où deux de ces cellules se touchent, la membrane peut disparaître, réalisant une continuité entre les cytoplasmes de deux cellules voisines (*fig.* 74).



74

Fig. 74. — *Knautia arvensis.*
Evolution des cellules de l'assise nourricière : *an*, éléments du tapis; *po*, jeune grain de pollen. — Gr. : 600.

Plus tard, quand la division de spermatogénèse a eu lieu, on voit dans les sacs polliniques les restes du tapis, dont le contenu, cytoplasme et noyaux, est en voie de résorption très avancée. A un stade plus voisin encore de la maturité du pollen les derniers vestiges de cette assise nourricière ont définitivement disparu. A ce moment, nous avons quelquefois remarqué que les membranes finement échinulées des grains de pollen de *Knautia arvensis* et de *Knautia silvatica*, étaient bordées extérieurement par tout un ensemble de petits globules sphériques.

Les cellules nourricières ne se fusionnent pas toutes intégralement : on ne peut donc pas parler d'un *périplasmodium* typique. Il s'agit plutôt d'un cas intermédiaire entre un tapis amiboïde et un tapis syncytial. Comme dans le cas du tapis amiboïde, les cellules nourricières détachées de la zone pariétale s'insinuent entre les grains de pollen et gardent leur indépendance. Comme dans le deuxième cas, les cellules nourricières subissent ces derniers phénomènes, mais en même temps elles se fusionnent, parfois, en certains points, plus ou moins complètement : d'où la tendance à la formation d'un *syncytium*.

M. Juel (1915, **78**), étudiant le tapis de *Knautia silvatica* (L.) Dub., remarque, comme nous venons de le voir à propos de *Knautia arvensis*, que les lignes de démarcation entre les cellules nourricières restent visibles après la résorption de leur contenu. Là non plus, il ne s'agit pas d'un *périplasmodium* typique.

M. Chiarugi (1927, **21**) a pu constater que, chez *Knautia neglecta* et d'autres espèces, les protoplasmes pénètrent avec leurs noyaux entre les grains de pollen. Mais les lignes de démarcation persistent cependant entre les différentes cellules du tapis. Ce n'est que très rarement que ces cellules semblent se fusionner.

M. Risse (1929, **116**), étudiant la dissolution des cellules du tapis chez des Dipsacacées, comme *Knautia arvensis*, *Scabisoa prolifera*, *Succisella inflexa*, *Cephalaria*

leucantha, Dipsacus silvestris et *Pterocephalus Broussonetti*, arrive à la conclusion qu'il n'existe pas de *périplasmodium* chez les Dipsacacées et, que le genre *Knautia* seul est à compter avec les plantes formant un tapis amiboïde. — Pour les autres, l'auteur admet que le tapis est de nature sécrétrice.

Nous pouvons donc dire, avec les divers auteurs, que *Knautia arvensis* forme un tapis amiboïde, qui présente une certaine tendance à se transformer en un *périplasmodium*.

Reprenons maintenant l'étude des phénomènes nucléaires du grain de pollen de *Knautia arvensis*, à un moment qui précède la division de la cellule reproductrice.

A ce stade, le noyau végétatif ne présente plus qu'un seul nucléole arrondi. Ce dernier offre souvent une région centrale plus claire, ainsi que des inclusions périphériques punctiformes. Le nucléoplasme du noyau végétatif est faiblement mais uniformément coloré en gris noir par l'hématoxyline. Ce noyau, dans son ensemble, présente des contours légèrement sinueux. Le cytoplasme de la cellule végétative continue à envahir la cavité du grain, en comblant progressivement la grande vacuole centrale. — La cellule reproductrice, de taille beaucoup plus réduite que la cellule végétative, est de forme arrondie ou ovale; son noyau, également beaucoup plus réduit que le noyau végétatif, est uninucléolé; le nucléoplasme est granuleux et dense (*fig.* 75). A l'approche de la mitose que le noyau reproducteur va subir sous peu, le réseau chromatique devient très visible.

Il est à remarquer qu'à ce moment, les cellules de l'assise mécanique sont encore rectangulaires et aplaties; elles ne présentent encore aucun indice d'épaississements lignifiés. Plus tard, quand cette assise développe ses bandes lignifiées, la mitose de spermatogénèse commence. Nous avons observé des cas où une partie d'un sac pollinique présentait des cellules mécaniques en voie d'accroissement radial, produisant vers l'intérieur leur mamelon caractéristique, et formant sur les membranes latérales des épaississements lignifiés; alors qu'une autre partie du même sac ne présentait encore que des cellules aplaties rectangulaires.

La mitose spermatogénétique.

Prophase. — Au début de la prophase, la cellule reproductrice, à contour légèrement sinueux, renferme un gros noyau arrondi contenant un réseau chromatique serré mais très apparent. On remarque également un petit nucléole qui présente moins d'affinité pour l'hématoxyline qu'au stade précédent.

Vers la fin de la prophase (*fig.* 76), la cellule reproductrice est très allongée et effilée aux deux bouts; le noyau ovale présente, à côté d'un nucléole faiblement coloré, huit chromosomes. Il s'agit là de bâtonnets allongés, légèrement incurvés et plus fortement colorés aux extrémités.

Il arrive assez souvent que les limites de la cellule reproductrice deviennent peu perceptibles au contact du cytoplasme de la cellule végétative : ce qui pourrait porter à croire que la cellule reproductrice a perdu son individualité. Nous verrons plus loin, au moment de la formation des cellules-gamètes, qu'il n'en est nullement ainsi.

Pendant que la mitose progresse, le noyau s'allonge, les contours nucléaires s'effacent et les chromosomes diminuent de longueur : ils deviennent courts et larges. A

ce stade, qui correspond au début de la métaphase, se fait la division longitudinale des chromosomes. En effet, une ligne longitudinale médiane apparaît dans le corps du chromosome; les deux extrémités des bâtonnets chromosomiques, toujours plus intensément colorées, présentent une légère incision, signe préliminaire de la division longitudinale.

Métaphase — Pendant la métaphase (*fig.* 77), il y a formation d'un fuseau achro-

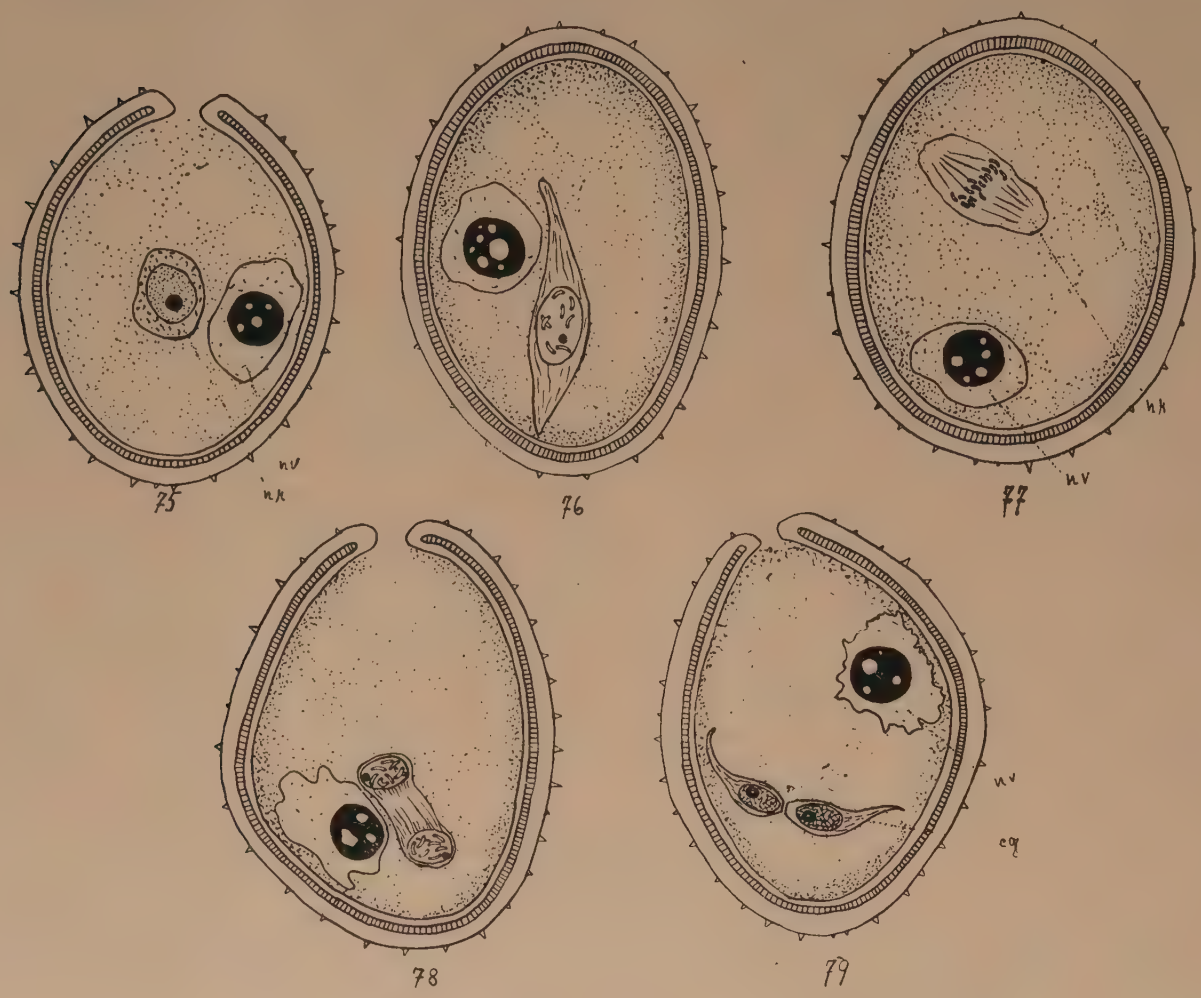


FIG. 75 à 79. — *Knautia arvensis.*
Mitose spermatogénétique : *nv*, noyau végétatif; *nn*, cellule reproductrice au repos (75), en mitose (76, 77 et 78); *cg*, cellule gamète. — Gr. : 800.

matique, dont l'axe ne passe pas par le centre du grain. L'ensemble de cette figure caryocinétique est d'ailleurs de faibles dimensions par rapport au volume total du grain. Elle semble être comprise à l'intérieur des limites de la cellule reproductrice qui, à ce moment, sont très floues. La plaque équatoriale (*fig.* 77) montre seize chromosomes. Ils sont de taille plus réduite qu'à la fin de la prophase. Cependant, on remarque toujours que leurs deux extrémités sont plus intensément colorées que la région médiane. Ils ont gardé la même forme plus ou moins incurvée. Certains d'entre eux sont placés plus ou moins obliquement par rapport aux filaments du fuseau; d'autres

sont en avance dans leur translation vers les deux pôles. — Quand les chromosomes sont près des deux pôles, on remarque que leur longueur s'est accrue nettement.

Télophase. — Les chromosomes ayant rejoint les deux pôles opposés, sont groupés en deux masses arrondies qui commencent à s'entourer d'une membrane nucléaire (*fig.* 78). A ce moment, les chromosomes sont encore distincts les uns des autres et possèdent à peu près la longueur-même qu'ils avaient vers la fin de la prophase. A la télophase, nous avons affaire à une cellule binucléée (*fig.* 78), ce qui montre que la mitose spermatogénétique s'est effectuée à l'intérieur de la cellule reproductrice qui n'a donc pas cessé de garder son individualité. Quand les chromosomes télophasiques vont se fusionner et que les jeunes noyaux sont entourés d'une membrane, le pont cytoplasmique de cette cellule binucléée commence à se rétrécir dans la région équatoriale. Peu de temps après, ce pont se rompt et nous avons affaire à deux cellules spermatiques ou cellules-gamètes. A leurs extrémités, ces jeunes cellules-gamètes s'effilent en pointe souvent ondulée; et offrent de petites surfaces planes au point de rupture (*fig.* 79). Leurs noyaux présentent, à côté d'un réseau chromatique, un nucléole fortement colorable.

Le grain de pollen de *Knautia arvensis* renferme donc, à ce moment, une grande cellule végétative pourvue d'un gros noyau, et deux cellules-gamètes. — Le grain est donc trinucléé.

Dans son travail sur la cytologie des plantes phanérogames, M. SCHURHOFF (1926, **129**, p. 687 à 688), parlant de la cytologie des Dipsacacées, ne fait pas mention de la composition du grain de pollen mûr au point de vue nucléaire. Dans un tableau cité par l'auteur (p. 262), où les familles des Gamopétales sont classées d'après leurs réactions sériques, les Dipsacacées ne comporteraient que des grains de pollen binucléés. En 1929, M. BRAUN, élève de SCHURHOFF, signale l'état trinucléé du pollen dans les espèces suivantes : *Dipsacus ferox, D. fullonum, D. laciniatus, D. silvestris, Knautia arvensis, Scabiosa atropurpurea, S. Columbaria, S. fumaroides, S. ochroleuca* et *Callistemma brachiatum.* — En 1933, Mme PODDUBNAJA (1933, **109**) signale l'état trinucléé du grain de pollen de *Scabiosa purpurea.* Nous confirmons les données de M. BRAUN pour les cas de *Dipsacus laciniatus, D. silvestris, Knautia arvensis, Scabiosa Columbaria,* et nous les étendons aux genres et espèces suivants : *Dipsacus pilosus, Knautia silvatica, Succisa pratensis, Cephalaria tatarica* et *Morina longifolia.*

Des grains de pollen trinucléés ont été signalés dans de nombreuses espèces appartenant à d'autres familles : *Potamogeton* (WIEGAND, 1899, **157**); *Ruppia rostellata* (MURBECK, 1902, **105**); *Alisma Plantago* (SCHAFFNER, 1896, **119**); *Sagittaria variabilis* (SCHAFFNER, 1897, **120**); *Sagittaria sagittifolia* (SCHURHOFF, 1919, **127**); *Elodea canadensis* (WYLIE, 1904, **160**); *Vallisneria spiralis* (WYLIE, 1923, **161**); *Lemna* (CALDWELL, 1899, **12**); *Lilium* (CHAMBERLAIN, 1897, **17**); *Avena fatua* (CANNON, 1900, **16**); Graminées (ELFVING, 1879 et GOLINSKI, 1893, **43** et **60**). — *Myricaria Germanica* (FRIESENDAHL, 1912, **52**, p. 29); *Thelygonum Cynocrambe* (SCHNEIDER, 1914, **123**); *Helosis guyanensis* (UMIKER, 1920, **146**); *Rhopalocnemis* (LOTSY, 1900, **94**); *Viscum album* (SCHURHOFF, 1922, **128**); *Ulmus Americana* (SHATTUCK, 1905, **130**); *Kochia trichophylla, K. scoparia, Chenopodium album, Ch. hybridum, Atriplex patula var. hastata, Salsola kali* (COOPER, 1935, **25**); *Melandrium album* (SCHURHOFF, 1919, **127** et BRESLAWETZ, 1929,

10). — *Papaver, Hesperis, Archangelica, Mertensia* (Strasburger, 1884, **132**); *Bisfutella erigerifolia, Geranium Hookerianum, Fœniculum officinale, Arcnaria laricicolia, Nymphaea alba* (Elfving, 1879, **43**). — *Asclepias Cornuti* (Gager, 1902, **55** et Finn, 1925, **49**); *Vincetoxicum nigrum* et *V. officinale* (Finn, 1926, **50**); *Vinca minor* et *V. herbacea* (Finn, 1928, **51**); *Nicotiana Tabacum* (Guignard, 1902, **62**); *Cuscuta epithymum* (Fedortschuck, 1931, **48**); *Sambucus racemosa* (Elfving, 1879, **43** et Schurhoff, 1919, **127**); Valérianacées (Elfving, 1879, **43** et Schurhoff, 1926, **129**); *Silphium* (Merrel, 1900, **100**); *Taraxacum* (Poddubnaja et Dianowa, 1934, **110**); *Senecio Platanifolius* (Poddubnaja, 1933, **109** *bis*); Composées-Cynarées (Poddubnaja, 1927, **107**).

Nous voyons donc que les plantes à grains de pollen trinucléés se rencontrent chez les Monocotylédones, chez les Dicotylédones et, chez ces dernières, à la fois parmi les Apétales, les Dialypétales et les Gamopétales. — Schurhoff (1919 et 1926, **127**, **129**, p. 261) dit que l'état trinucléé du grain de pollen représente le dernier pas de cette tendance, qui a pour but de pousser aussi loin que possible le développement de la génération haploïde sur la génération diploïde. Il faut donc s'attendre, ajoute l'auteur, à ce que cette tendance évolutive se manifeste dans les divers rameaux du système naturel. Comme il s'agit là d'un réel progrès dans le développement, une régression du stade trinucléé vers le stade binucléé ne peut plus se faire. L'état trinucléé aurait donc une haute signification en systématique.

Il existe cependant des cas, où des plantes très voisines se comportent différemment les unes des autres. Ainsi, nous avons vu que chez *Cuscuta epithymum*, la division de la cellule reproductrice s'accomplit à un moment où les grains de pollen se trouvent encore dans les anthères. Chez *Cuscuta monogyna*, au contraire (Fedortschuk 1931, **48**), la formation des gamètes n'a pas lieu à l'intérieur du grain. Cependant, le noyau reproducteur de cette plante se prépare à la mitose de spermatogénèse, mais il ne dépasse pas le stade de la prophase. — Le grain de pollen de *Viscum album* mûr et binucléé, passe l'hiver dans cet état, et ce n'est qu'au moment de la germination du grain, que le noyau reproducteur se divise. Mais cette division a lieu dans le grain et non dans le tube (Schurhoff 1922, **128**).

Dans le cas de *Myricaria Germanica*, rapporté par Friesendalh (1912, **52**, p. 29), nous constatons un véritable cas intermédiaire. Beaucoup de grains de pollen de cette espèce sont trinucléés; d'autres, au contraire, sont binucléés et ont une cellule reproductrice qui entre en division seulement dans le tube pollinique. — Il en est de même chez *Primula officinalis* (Dahlgren, 1916, **36**). — Strasburger (1908, **134**, p. 544) qui a étudié d'une façon très approfondie la division de la cellule reproductrice chez *Lilium Martagon*, fait remarquer que si, pour une raison ou pour une autre, le grain de pollen n'arrive pas à germer, le noyau reproducteur peut aller jusqu'à un stade avancé de la prophase.

SOUS-CHAPITRE II

Le sort du noyau végétatif

Une étude antérieure (1934, **75**, p. 291) sur les particularités nucléaires du grain de pollen des Dipsacacées, nous a montré que le noyau végétatif peut subir des déformations et des fragmentations très curieuses. Or, au cours de cette étude nous n'avions envisagé ces phénomènes que dans le grain mûr. Aussi, l'interprétation devenait-elle très délicate. Une connaissance plus approfondie de ces phénomènes, exigeait donc l'étude des différents stades que parcourt le noyau végétatif dans un grain de pollen en voie de développement.

Nous avons vu plus haut (p. 124), que le noyau végétatif et le noyau reproducteur du jeune grain de pollen sont des noyaux frères, issus de la mitose du noyau primitif de la microspore. Nous avons également vu quels étaient les caractères différentiels des noyaux nouvellement formés. — Nous devons donc maintenant continuer l'étude de ce noyau végétatif et le suivre aux différents stades de son évolution jusqu'au grain mûr, et même jusqu'au grain germant sur le stigmate, pour savoir ce qu'il devient.

Pendant que s'effectue la division spermatogénétique, le noyau végétatif du grain de pollen de *Knautia arvensis* présente les caractères cytologiques suivants. Le nucléoplasme se colore par l'hématoxyline en noir-violacé peu intense. Par opposition au cytoplasme très granuleux qui l'entoure, il est d'une structure beaucoup plus homogène. Les bords du noyau végétatif sont le plus souvent irrégulièrement ondulés, lobés ou même fortement crénelés. Le nucléole, volumineux, est parfaitement arrondi. Les limites le séparant du nucléoplasme sont très précises. A l'intérieur du nucléole, on remarque des éléments arrondis plus clairs, qui sont parfois petits et en nombre élevé.

L'examen d'un grand nombre de noyaux végétatifs pris à des stades voisins, nous a permis de nous rendre compte du grand nombre des variations que peut subir ce noyau. Ainsi, les contours du nucléoplasme peuvent devenir franchement amiboïdes et émettre de véritables pseudopodes (*fig.* 78). — La matière chromatique du nucléole peut avoir une localisation surtout périphérique, ou être accumulée autour d'une anfractuosité interne; le nucléole peut aussi se colorer d'une façon homogène. Il peut présenter, au sein de sa masse, une ou plusieurs enclaves souvent granuleuses et inégales, à contours nettement circulaires, ou fortement anfractueuses (*fig.* 76, 78, 80) : apparences rappelant la description que donne M. Guillermond (1933, **64**, p. 183) pour certains nucléoles.

Le nucléoplasme, qui est le plus souvent homogène, peut renfermer un ou plusieurs nucléoles plus petits (*fig.* 80). Ces éléments, de taille toujours beaucoup plus faible que celle du nucléole principal, peuvent se trouver épars au sein du nucléoplasme; ou bien, et c'est le cas le plus fréquemment rencontré, ils se trouvent dans les environs immédiats du gros nucléole et souvent même accolés à lui (*fig.* 80). Dans le

cas représenté par la figure 81, nous avons même pu constater une véritable continuité entre ces deux organes. Nous ne pensons pas qu'il y ait fusion mais plutôt séparation. En effet, n'ayant jamais rencontré de tels éléments dans les stades antérieurs, et connaissant la voie dans laquelle s'engage le noyau végétatif, nous sommes très disposé à admettre qu'il s'agit là d'une émission de la substance du nucléole.

Dégénérescence du noyau végétatif. — A partir du moment où le grain de pollen devient trinucléé, jusqu'au moment de sa maturité complète, le noyau végétatif va

FIG. 80 à 83. — *Knautia arvensis.*
Evolution du noyau végétatif; *nv*, noyau végétatif; *nle*, nucléole. — Gr. : 600.

être le siège de phénomènes très singuliers que nous allons examiner maintenant. Au cours de cette étude, nous nous sommes adressé indifféremment à des grains de pollen de *Knautia arvensis* ou de *Knautia silvatica* : les phénomènes étant absolument identiques chez ces deux espèces. Les colorants qui nous ont donné les résultats les plus satisfaisants étaient : soit la safranine, soit le violet de gentiane. L'hématoxyline nous a fourni des figures très difficiles à interpréter et a été entièrement abandonnée, sauf dans le cas des grains mûrs.

Le premier signe traduisant un remaniement de la partie interne du noyau végétatif, est une augmentation de volume du nucléole. En même temps, la membrane nucléolaire abandonne son contour nettement circulaire. Des altérations périphériques plus ou moins prononcées apparaissent (*fig.* 82). Bientôt, à un de ces points de moindre résistance, la membrane nucléolaire crève (*fig.* 83) et laisse sortir son contenu fortement colorable en rouge très vif par la safranine : contenu qui se répand dans le nucléoplasme, jusque là à peine colorable lui-même en rouge lie de vin très faible.

Les figures 83 à 87 montrent quelques modalités de ce phénomène. Le contenu nucléolaire peut sortir par deux crevasses diamétralement opposées (*fig.* 87); la membrane

FIG. 84 à 87. — *Knautia arvensis.*
Evolution du noyau végétatif; *nv*, noyau végétatif; *nle*, nucléole. — Gr. : 600.

FIG. 88 à 90. — *Knautia arvensis.*
Evolution du noyau végétatif. Le contenu du nucléole s'est déversé dans le nucléoplasme. — Gr. : 600.

nucléolaire peut être détruite sur une surface importante, véritable brèche nucléolaire (*fig.* 85). Une forme assez caractéristique est celle de la figure 86 : l'épanchement prenant une allure bifide.

Le résultat de cette irruption du contenu nucléolaire dans le nucléoplasme du

noyau végétatif, est que ce dernier va se colorer en rouge très intense. La substance nucléolaire, d'abord localisée aux abords immédiats du nucléole (*fig.* 83 et 87), finit par envahir l'ensemble du nucléoplasme. — Au centre de cette tache écarlate tranchant sur le cytoplasme incolore et épousant la forme du noyau végétatif, on peut reconnaître la forme arrondie et intacte du nucléole, sauf aux points qui ont livré le contenu (*fig.* 88, 89 et 90).

Dans quelques cas cependant, où ce phénomène doit s'opérer d'une façon particulièrement violente, nous avons pu rencontrer un nucléole fortement délabré.

Le stade suivant, dans la marche de ces phénomènes, est caractérisé par un affaiblissement notable de l'intensité de coloration. Le rouge vif cède le pas à un rouge éosine. En même temps, le nucléoplasme tend à diminuer de volume : ce qui entraîne un plissement très accentué de la membrane nucléaire. Au centre de l'ensemble fortement plissé, on aperçoit le nucléole arrondi, également faiblement coloré et de taille plus réduite qu'aux stades précédents. Cet état de choses est tra-

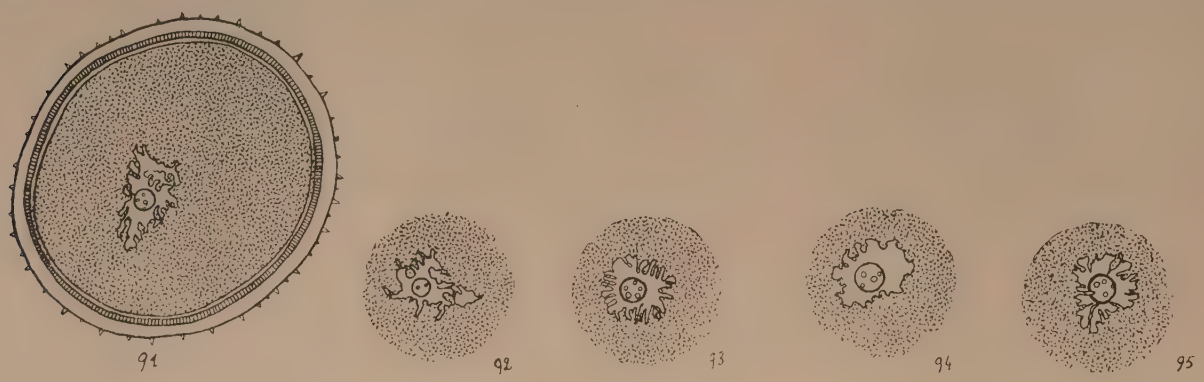


Fig. 91 à 95. — *Knautia arvensis.*
Evolution du noyau végétatif. — Gr. : 600.

duit par les figures 91 à 95. Des résultats analogues ont été obtenus au moyen du violet de gentiane.

Nous faisons remarquer, qu'à partir du moment où le contenu nucléolaire s'est déversé dans le nucléoplasme, des granulations particulières apparaissent dans le cytoplasme du grain. Ces éléments, qui font complètement défaut auparavant, se colorent en noir, en rouge, ou en violet suivant le colorant employé. Nous les avons rencontrés dans l'ensemble des espèces étudiées.

Les phénomènes que nous venons de relater s'accomplissent à l'intérieur de fleurs non encore épanouies. Nous nous adresserons maintenant à des fleurs écloses dont les étamines sont en train de se déployer, pour savoir sous quel aspect s'y présente le noyau végétatif. Dans ces grains qui sont arrivés au terme de leur maturation, le noyau végétatif se montre sous un état qui dérive du stade antérieur où il est moins fortement plissé. Les seuls éléments du noyau végétatif imprégnés de matières colorantes sont, comme auparavant, la membrane plissée du noyau et celle du nucléole. L'ensemble ne représente plus que les restes du noyau végétatif qui commence à se désagréger, à se fragmenter, abandonnant au cytoplasme les particules provenant de cette destruction.

Il en résulte que les aspects présentés par le noyau à ce moment, sont des plus

variables (*fig.* 96 à 101). Les restes du noyau peuvent être caractérisés par une surface profondément sinueuse, ridée, anfractueuse, irrégulièrement étoilée, les extrémités des branches se résolvant en particules indépendantes (*fig.* 96, 97 et 98). On peut également assister à des sections brusques, divisant ces vestiges nucléaires en trois ou quatre gros fragments qui, vers la périphérie, se morcellent en une multitude de particules plus petites (*fig.* 99). L'ensemble peut encore s'allonger fortement, prendre un aspect ondulé (*fig.* 100) et se délabrer aux extrémités. Dans d'autres cas (*fig.* 101), les

FIG. 96 à 98. — *Knautia arvensis.*
Evolution des trois noyaux du grain : *ng*, noyau gamète; *nv*, noyau végétatif. — Gr. : 800.

restes du noyau ne se colorent plus que très faiblement, et il ne semble subsister du noyau végétatif que la membrane fortement désintégrée. — Donc, ce dernier stade de l'involution du noyau végétatif est caractérisé par un délabrement pouvant revêtir un très grand nombre de modalités : fragmentation, allongement, étranglement, clivage, ramification dont les branches peuvent se sectionner et se détacher de la masse centrale. Cette démolition libère des éléments nombreux, de taille variée et souvent polymorphes : allongés minces et sinueux, rameux, cunéiformes, sphéroïdaux, bacilloïdes. Quelquefois, dans la région centrale on peut reconnaître les dernières traces du nucléole : une masse ovale ou arrondie ou fortement déformée. — Quelle que soit la modalité sous laquelle se présente ce dernier stade de la désintégration nucléaire, le cytoplasme du grain est toujours chargé, comme au stade précédent, d'un nombre très élevé de granulations chromatophiles.

Aspect du noyau végétatif des grains en germination sur le stigmate. — Dans les grains germant sur le stigmate, le noyau végétatif se présente tel que nous venons de le décrire. Nous avons observé cependant des cas où ce noyau avait complètement perdu son individualité (*fig.* 102).

Nous avons également étudié l'état sous lequel se présente le noyau végétatif dans les grains mûrs d'autres espèces de Dipsacacées : *Dipsacus silvestris* (*fig.* 109 à

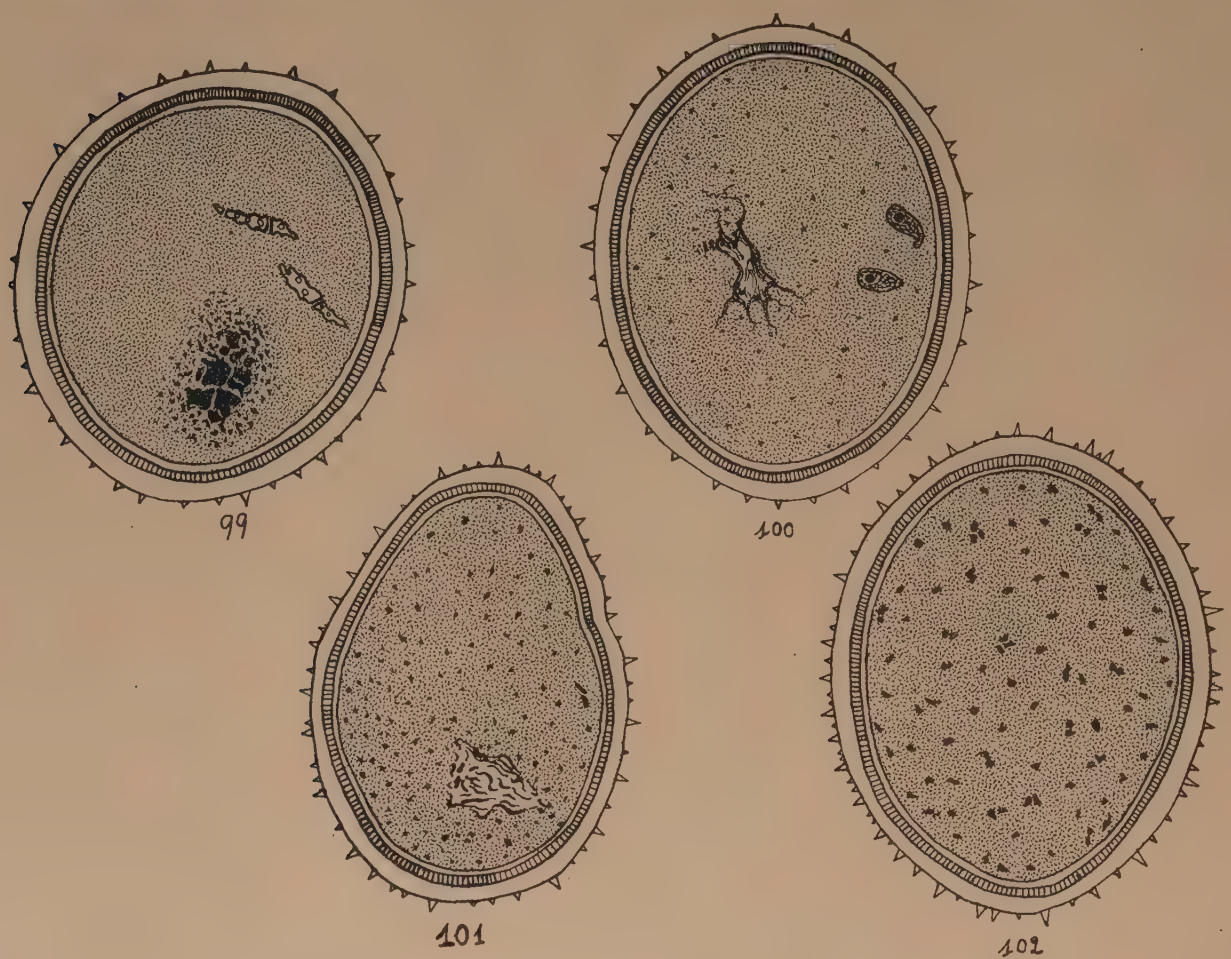


FIG. 99 à 102. — *Knautia arvensis.*
Evolution des trois noyaux du grain de pollen : en 99, les trois noyaux sont en involution; en 101 et 102, les grains sont devenus anucléés. — Gr. : 800.

112), *D. laciniatus* (*fig.* 113 à 116), *D. pilosus* (*fig.* 117 à 120), *Scabiosa Columbaria* (*fig.* 121 à 124), *Succisa pratensis* (*fig.* 125 à 128), *Cephalaria tatarica* (*fig.* 129 à 133) et *Morina longifolia* (*fig.* 134 à 136).

Dans l'ensemble de ces espèces, le phénomène d'involution du noyau végétatif ressemble beaucoup à celui que nous venons de décrire chez *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica.* — Un cas particulier semble être celui de *Cephalaria tatarica.* Si, dans cette espèce, la désintégration se fait suivant le mode habituel, les grains de pollen mûrs se distinguent cependant par le grand nombre et la netteté des granulations chromatiques entourant les abords immédiats du noyau en involution. Ces éléments

sont de taille plus grande, très polymorphes et plus intensément colorables que chez les espèces qui viennent d'être étudiées.

M. Braun (1929, 8) décrivant les gamétophytes de onze espèces de Dipsacacées, voit et figure le noyau végétatif altéré, pour trois espèces : celui de *Knautia arvensis*, légèrement piriforme; celui de *Dipsacus laciniatus* et de *Scabiosa Columbaria*, déformé et divisé en deux fragments. A propos du noyau végétatif de *Dipsacus laciniatus*, cet auteur dit (p. 17) qu'il présente une forme tout à fait irrégulière et qu'un étranglement très poussé en a produit la fragmentation. — Mme Poddubnaja (1933, **109** *bis*) fait observer que le pollen de *Scabiosa purpurea* est trinucléé et que le noyau végétatif ne tarde pas à dégénérer. — M. Herr (1934, **70** *bis*) étudie morphologiquement et cytologiquement les *grains de pollen mûrs* de plusieurs espèces de Dipsacacées : *Knautia arvensis* Co lt., *Dipsacus silvestris* L., *D. laciniatus* L., *D. fullonum* L., *Succissa pratensis* Moench, *Scabiosa caucasica* L., *S. Columbaria* L., *Cephalaria tatarica* Schrad., *C. syriaca* Schrad. et *Morina longifolia* L. L'auteur confirme nos observations (1934, **75**) et constate, pour toutes les espèces étudiées, des déformations et des fragmentations extrêmement variées de la matière nucléaire des grains, sans spécifier la nature sexuelle ou végétative de ces fragments.

Nous avons ainsi établi la généralité des phénomènes qui accompagnent l'involution du noyau végétatif, pour tous les genres et espèces étudiés; et nous connaissons maintenant les détails de cette involution, jusqu'à la germination du grain sur le stigmate.

Somme toute, *les phénomènes dont le noyau végétatif est le siège, sont caractérisés par une augmentation de volume des nucléoles, un épanchement de la substance nucléolaire dans le nucléoplasme : l'ensemble fixant alors fortement la safranine. Puis, on constate une diminution progressive d'affinité du noyau pour les matières colorantes due, vraisemblablement, à un passage de la substance chromatique dans le cytoplasme du grain qui, à partir de ce moment, se charge de nombreuses granulations chromatophiles très ténues. Ensuite, on assiste à un plissement très accentué de la membrane du noyau végétatif : membrane toujours faiblement colorable. Ce plissement est accompagné d'une diminution de volume du nucléole qui lui-même se colore faiblement. Enfin il y a délabrement et fragmentation définitifs des restes du noyau végétatif qui, sous forme d'éléments allongés sinueux ou rameux, ou sous forme de grumeaux plus ou moins fortement colorables, vont se détacher et devenir indépendants.*

Le noyau végétatif n'étant pas destiné à prendre part aux phénomènes de la reproduction, sa dégénérescence chez les Dipsacacées n'est pas très surprenante. Cependant, ce noyau entre habituellement intact dans le tube pollinique chez les végétaux en général, y précède les gamètes, et c'est dans le tube seulement qu'il dégénère. En ce qui concerne ses fonctions Wulff (1933, **159**) admet qu'il règle la croissance du tube.

Des cas semblables à ceux que nous venons de décrire pour les Dipsacacées, où le noyau végétatif commence à dégénérer dans le grain de pollen avant tout phénomène de germination, ont été rapportés chez d'autres espèces. — (Murbeck, 1902, **105**) décrit chez plusieurs végétaux : *Potamogeton*, *Ruppia*, la désorganisation, dans le grain de pollen même, du noyau végétatif qui se ride et se corrode. — Chez *Ulmus americana*, Shattuck (1905, **130**) remarque que le noyau végétatif entre en résorption avant la déhiscence de l'anthère. — Friesendahl (1912, **52**) signale, à propos du

pollen de *Myricaria germanica*, que le noyau végétatif dégénère régulièrement dans le grain lui-même, et que cette dégénérescence entraîne la production d'un grand nombre de corpuscules très colorables, disséminés dans le protoplasme. Ces corpuscules, dit l'auteur, doivent être considérés comme les vestiges du noyau végétatif prématurément dégénéré. — Dans le cas de *Thelygonum Cynocrambe*, SCHNEIDER (1914, **123**) observe que le noyau végétatif de la microspore perd peu à peu sa forme arrondie; son bord devient irrégulièrement crénelé ou très vaguement limité; puis la désorganisation se poursuit et conduit à un morcellement. Dans quelques grains, la dégénérescence du noyau végétatif semble aller jusqu'à la disparition complète de ce noyau. L'auteur a vu, en effet, des grains qui ne montraient plus trace de noyau végétatif. — SCHURHOFF (1919, **127**) rapporte que le noyau végétatif du grain de pollen trinucléé mûr de *Sambucus racemosa* est faiblement colorable par l'hématoxyline. On n'y reconnaît plus ni nucléole, ni membrane nucléolaire : signes de désorganisation proche. Le même auteur rapporte que le noyau végétatif du pollen de *Melandrium* a des contours lobés.

M. PODDUBNAJA (1933, **109**) au cours d'une étude cytologique du pollen en germination de *Senecio platanifolius* BENTH., signale que, dans toutes les Composées connues, le noyau végétatif est détruit de bonne heure et persiste à l'intérieur du grain.

COOPER (1935, **25**) étudie la microsporogénèse et le développement du pollen chez six espèces de Chénopodiacées : *Kochia trichophylla* STAPH., *K. scoparia* SCHRAD.; *Chenopodium hybridum* L., *C. album* L., *Atriplex patula var. hastata* L. et *Salsola kali* L. L'auteur a remarqué que le noyau végétatif des grains mûrs de toutes ces plantes, à l'exception des deux espèces de *Kochia*, montre des signes de dégénérescence.

A côté de ces phénomènes de fragmentation, le noyau végétatif de certaines plantes peut également être le siège de divisions directes amitotiques (1). Il en est ainsi pour les grains de pollen de *Lilium tigrinum* et *L. auratum* (CHAMBERLAIN, 1897, **17**) qui peuvent contenir jusqu'à six noyaux végétatifs. — SMITH (1898, **131**), dans un grand nombre de grains de pollen appartenant à *Eichhornia crassipes*, constate la présence de deux noyaux végétatifs. — FULLMER (1899, **53**) voit, chez *Hemerocallis fulva*, des amitoses successives du noyau végétatif qui aboutissent à la production de deux, trois, quatre ou même six noyaux. — STRASBURGER (1908, **134** et 1910, **135**) aperçoit, chez *Lilium Martagon* et *Melandrium rubrum*, la division par amitose du noyau végétatif.

---

(1) KISSER (1922, **83**) a publié un important travail sur l'amitose, la fragmentation et la vacuolisation du noyau chez les végétaux.

SOUS-CHAPITRE III

Étude de l'évolution et du sort des gamètes du grain de pollen des Dipsacacées

Nous savons que la mitose de la cellule reproductrice aboutit à la formation de deux cellules-gamètes ou cellules spermatiques. Ces cellules, dès leur naissance, sont allongées ou fusiformes; elles peuvent prendre, l'une par rapport à l'autre, des positions très variées (*fig.* 82 et 79). — Le noyau de chacune de ces cellules est arrondi ou ovale, et renferme un nucléole bien visible, ainsi qu'un nucléoplasme dense. — Nous avons cherché à savoir comment ces cellules-gamètes se comportent dans la suite. A cet effet, nous avons étudié des grains de pollen mûrs appartenant à diverses espèces de Dipsacacées : *Dipsacus silvestris*, *D. laciniatus*, *D. pilosus*, *Knautia arvensis*, *Knautia silvatica*, *Scabiosa Columbaria*, *Succisa pratensis*, *Cephalaria tatarica* et *Morina longifolia*. Dans le cas de *Knautia arvensis*, nous avons également examiné l'état des gamètes dans des grains ayant séjourné un temps déterminé à la surface du stigmate.

KNAUTIA ARVENSIS

Nous avons étudié l'état des gamètes dans des grains de pollen mûrs provenant d'étamines déployées, et avant la déhiscence des anthères. De telles étamines ont été cueillies à divers moments de l'époque de floraison de cette plante, qui, comme nous le verrons (p. 204), est fort longue : mai-octobre. Ces organes furent fixés au moyen du fixateur acéto-chromique; les deux autres fixateurs signalés (p. 112) furent employés à titre de contrôle.

Nous avons également fait porter nos recherches sur du pollen mis en contact avec le stigmate. A cet effet, nous avons pollinisé, au début de l'après-midi du 20 octobre 1934, des pieds femelles de *Knautia arvensis* végétant sur la colline de Wangen, par du pollen récolté sur des pieds hermaphrodites. Les styles ainsi traités ont été cueillis après des temps variables : 15 minutes, 30 minutes, 1 heure et 1 h. 30. Nous avons remarqué qu'après un contact de 1 h. 30, le contenu du grain n'était pas encore intégralement passé dans les tissus du stigmate et du style. Une expérience semblable, entreprise au mois de juin 1935, montra qu'après 5 minutes de contact avec le stigmate, les grains de pollen étaient déjà tous vidés.

Pour 8 à 10% des grains, ayant séjourné 15 minutes à 1 h. 30 à la surface du stigmate, les deux éléments mâles se présentaient sous un aspect ovale ou piriforme; leurs contours étaient nettement délimités, avec un nucléole et un réseau chromatique faciles à observer. Leurs dimensions variaient entre 5 μ et 8 μ de long sur 2 μ à 4 μ de large (*fig.* 103). Quelquefois cependant, nous avons trouvé de ces gamètes présentant de légères déformations amiboïdes, leur structure interne (nucléole et réseau chromatique) restant toujours très nettement différenciée (*fig.* 104) : ce qui permet

de penser que ces noyaux peuvent avoir des mouvements propres. Le noyau végétatif se trouvait à un stade de désorganisation que nous connaissons déjà (p. 134).

Les éléments reproducteurs que nous venons de décrire et de représenter ont ceci de particulier, qu'ils ne sont plus à l'état de cellules comme au moment où ils viennent de se former, mais à l'état de noyaux nus débarrassés de toute trace visible de cytoplasme reproducteur. Ces noyaux, dont l'aspect est complètement normal, ont donc dû se débarrasser de cette enveloppe protoplasmique au cours de la maturation du pollen.

L'étude de stades moins avancés va nous renseigner mieux encore sur les particularités des divers états évolutifs des cellules et des noyaux-gamètes. — Quand

FIG. 103 à 104 *bis*. — *Knautia arvensis*.
Evolution des trois noyaux du grain : en 104, le noyau végétatif a complètement perdu son individualité. — Gr. : 800.

nous nous adressons à des grains de pollen provenant d'anthères encore fermées, nous constatons que la grande majorité des gamètes peuvent affecter des formes très singulières. A part les gamètes d'aspect normal et semblables à ceux que nous venons de décrire, nous remarquons un grand pourcentage de gamètes sensiblement plus allongés (15 μ à 20 μ de long sur 3 μ à 4 μ de large), qui se teignent par l'hématoxyline uniformément en bleu pâle dans leur région centrale et en noir intense dans la région périphérique, ou entièrement en noir (*fig.* 104 *bis*). A la suite de cette homogénéisation, réseaux chromatiques et nucléoles cessent d'être visibles. Cependant on remarque assez souvent des inclusions claires (vacuoles) et arrondies au milieu de ces éléments sexuels (*fig.* 96, 97, 98 et 105). De plus, ces gamètes ainsi caractérisés prennent un contour crénelé, festonné et souvent même fortement anfractueux : phénomène contribuant à donner un aspect des plus irréguliers à ces éléments.

A ces moments, on peut également constater que le cytoplasme de la cellule-

gamète se charge, lui aussi, d'enclaves arrondies et claires (vacuoles), en même temps que ses bords commencent à se corroder. L'ensemble du cytoplasme reproducteur ne tarde pas à se désorganiser et à disparaître complètement. Ce phénomène a lieu pour le cytoplasme entourant les noyaux sexuels normaux à réseau chromatique et nucléole nettement visibles, comme pour celui entourant les noyaux-gamètes qui présentent une structure homogène et des bords anfractueux. Il en résulte des

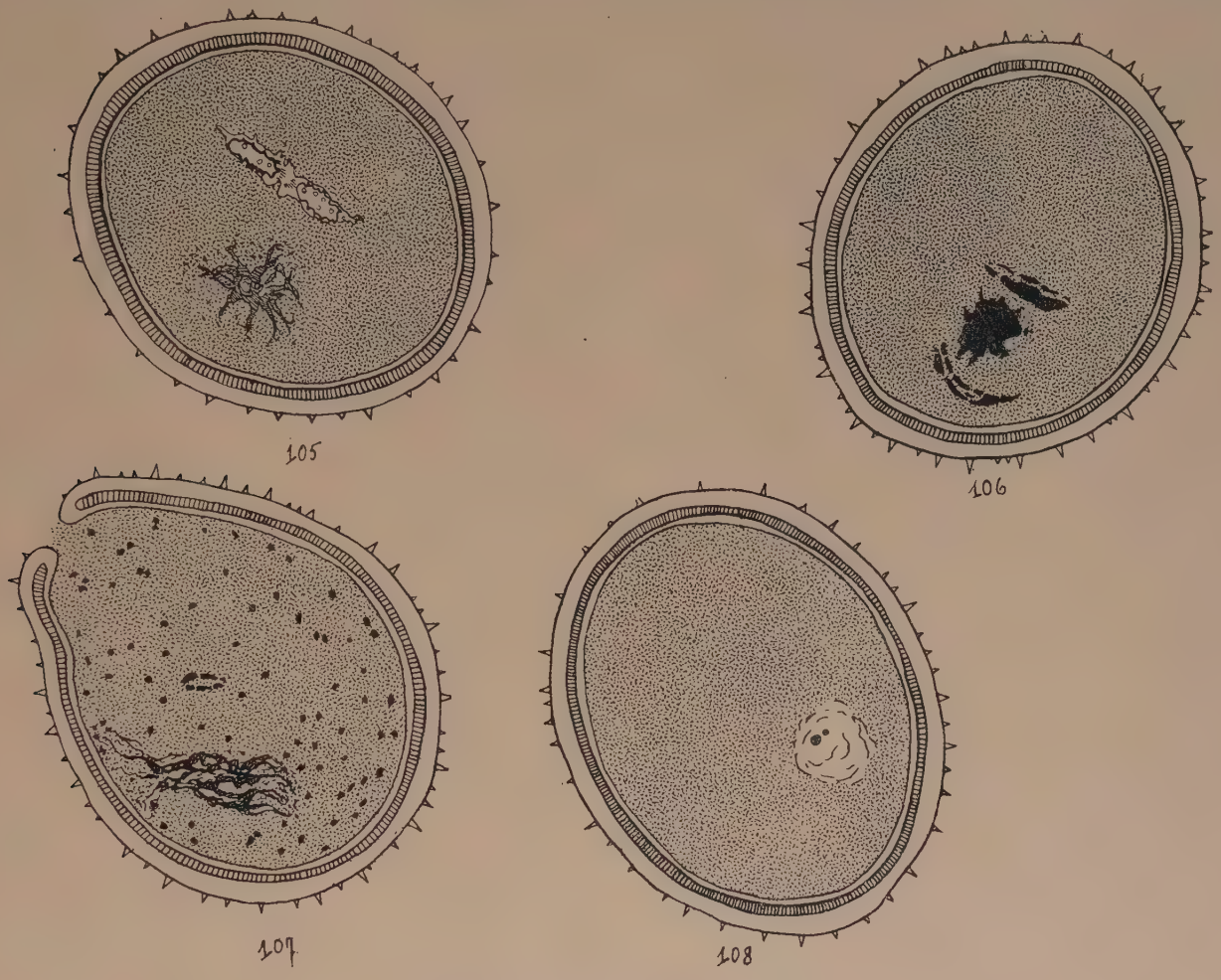


FIG. 105 à 108. — *Knautia arvensis.*
Evolution des trois noyaux du grain : involution des gamètes. — Gr. : 800.

noyaux-gamètes nus, complètement privés de la substance cytoplasmique que nous avons décrite plus haut. — Les noyaux-gamètes de constitution homogène, à bords crénelés ou anfractueux, montrent souvent des fissures à l'intérieur de leur masse : fissures qui peuvent aller jusqu'à des cassures très franches. Finalement; ces noyaux mâles peuvent subir des fragmentations telles qu'ils se résolvent en un ensemble de granulations arrondies ou sub-arrondies (*fig.* 99, 106, 107), assez analogues à celles résultant du délabrement du noyau végétatif. — Cette involution, telle qu'elle vient d'être décrite, n'intéresse pas toujours les deux noyaux-gamètes d'un même grain : l'un d'eux pouvant garder ses caractères normaux.

Ce qui précède établit donc l'existence de grains de pollen, d'ailleurs peu nom-

breux, qui, sauf les fragments et granulations décrits plus haut, ne renferment plus trace des gamètes : le cytoplasme de la cellule végétative étant uniformément chargé de granulations chromatophiles.

Nous ferons remarquer, ici encore, que des observations de ce genre doivent porter sur la totalité des coupes fournies par un même grain de pollen, d'une calotte à l'autre.

Il est donc une catégorie de grains de pollen de *Knautia arvensis* (*fig.* 102 et *fig.* 108) où les trois noyaux ont complètement perdu leur individualité (*grains anucléés*). Dans ces cas, d'ailleurs rares, le grain ne contenait que des granulations chromatiques sphéroïdales, sub-anguleuses ou légèrement allongées, uniformément réparties dans la masse du grain, souvent groupées par deux ou trois et dont le diamètre variait entre 0,5 μ et 1,5 μ environ. Ces éléments se colorent fortement par l'hématoxyline et aussi par la safranine et le violet de gentiane.

Ces grains de pollen de *Knautia arvensis*, entièrement dépourvus de noyaux individualisés, donc stériles, sont encore capables de germer et de donner un tube pollinique d'apparence normale, au moins pour les stades initiaux où il nous a été donné d'observer le phénomène. Pour ces raisons, et d'accord avec Poddubnaja (1933, **109**), nous pouvons dire que la faculté germinative d'un pollen ne constitue probablement pas toujours un critérium de sa capacité reproductrice.

Si, aucun doute ne peut exister sur la valeur reproductrice, d'une part de grains de pollen à gamètes ovales ou piriformes, aux contours intacts, à réseau chromatique et nucléole bien visibles, d'autre part, de grains de pollen rigoureusement anucléés, on peut se demander quelle est la valeur sexuelle de l'ensemble des grains (et ils sont nombreux : entre 80% et 90%) dont les gamètes sont uniformément colorables, plus ou moins hypertrophiés, fragmentés ou pourvus de bords corrodés ou fortement démantelés. Nous pensons qu'il s'agit là d'un stade de dégénérescence antérieur au stade anucléé. Si de tels gamètes à bords très anfractueux se trouvent encore dans des grains ayant séjourné 1 h. 30 à la surface d'un stigmate, on peut supposer que l'involution continue pendant le trajet dans le tube, pour aboutir à un stade voisin de la désintégration totale.

Quoi qu'il en soit, nous pensons qu'un fort pourcentage des grains de pollen ainsi cytologiquement atteints, doit être frappé de stérilité.

Ce fort pourcentage de stérilité crée, pour l'espèce, des conditions peu favorables à la fécondation des pistils. Cependant, les stigmates de l'ensemble des fleurs d'un capitule sont toujours abondamment pollinisés. Nous avons compté, en moyenne, entre 25 et 30 grains par stigmate. Dans ce nombre, il doit y avoir, dans le cas le plus défavorable, au moins 2 ou 3 grains à gamètes conformés normalement. Or, ce nombre est plus que suffisant pour assurer la fécondation du pistil, car il y a lieu de remarquer que les besoins de chaque fleur sont limités à ceux de l'unique ovule contenu dans la cavité ovarienne. — Si donc, et nous avons déjà longuement discuté cette question ailleurs (p. 98), un grand nombre de pistils ne se transforment pas en fruits fertiles, le pollen y est sûrement pour peu de chose.

Cet état nucléaire particulier des grains de pollen de *Knautia arvensis*, nous montre que nous sommes en présence d'un stade de dégénérescence n'intéressant que les éléments mâles par excellence : les noyaux-gamètes. — Aucune autre partie, tant morphologique qu'histologique de l'appareil sexuel mâle n'est atteinte à ce moment. Le grain de pollen est lui-même de constitution morphologique normale. Il peut même

germer, et, pour savoir qu'il est atteint dans ses fonctions reproductrices, il faut entreprendre son étude cytologique.

Nous croyons voir, dans ce phénomène *de dégénérescence des gamètes, le signal des réductions aboutissant aux séries gynodimorphes étudiées longuement ailleurs au point de vue morphologique et histologique* (p. 11).

Entre l'appareil mâle, destiné à subir des réductions gynodimorphes successives et l'appareil femelle frappé par les réductions androdimorphes, il y aurait donc un trait commun très saillant : c'est que *l'un et l'autre de ces processus réductionnels, avant de frapper les éléments accessoires d'un organe sexuel* (dimensions des étamines, conformation morphologique des grains de pollen dans le cas de l'androcée; avortement du style dans le cas de gynécée) *frappent d'abord les éléments essentiels de ces appareils : les gamètes. De sorte que les premiers stades de dégénérescence ou d'avortement vers l'unisexualité mâle ou femelle, se cachent sous des aspects morphologiques ou histologiques complètement normaux.*

Les phénomènes nucléaires qui se passent à l'intérieur du grain de pollen de *Knautia silvatica* sont, en tous points, superposables à ceux observés et décrits à propos de *Knautia arvensis.*

DIPSACUS SILVESTRIS

Les grains de pollen mûrs de cette espèce montrent des noyaux végétatifs aux mêmes stades d'involution que ceux de *Knautia arvensis.* On voit, soit des éléments rameux, étoilés, soit des éléments en fragmentation (*fig.* 109 à 112). En ce qui

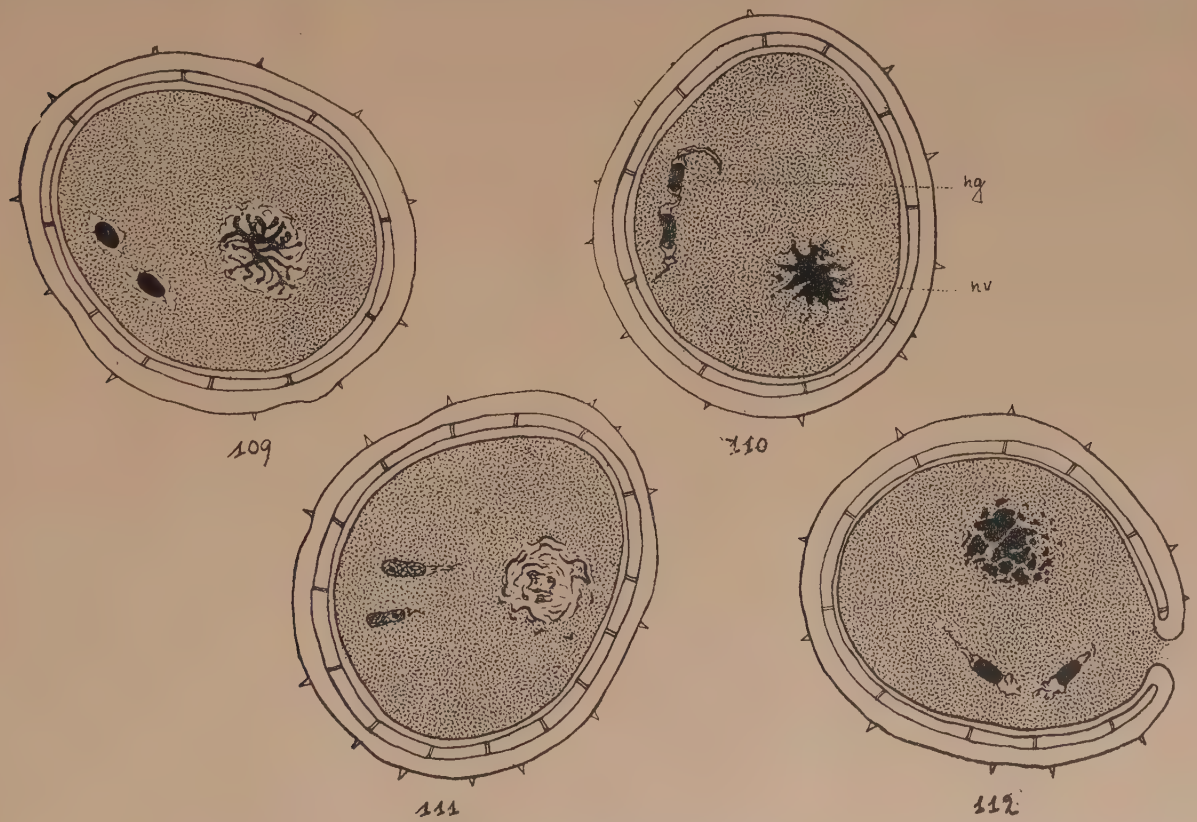


FIG. 109 à 112. — *Dipsacus silvestris.*
Etats des trois noyaux dans le grain de pollen mûr : *ng*, noyau gamète; *nv*, noyaux végétatif. — Gr. : 800.

concerne les noyaux sexuels, ils se présentent tous sous une forme nettement ovale, légèrement allongés ou réniformes, aux contours très nets (*fig.* 109 à 112). Cependant, les uns montrent un nucléole et un réseau chromatique très apparents, alors que les autres se colorent uniformément par l'hématoxyline. Ces derniers ne montrent par conséquent aucun détail de structure. — Nous ne pensons pas qu'il existe une différence de nature entre ces deux catégories de gamètes : aucune anfractuosité ou fragmentation n'ayant jamais pu être observée pour la dernière.

Chez cette espèce, nous avons pu suivre, pas à pas, la désintégration du cytoplasme des cellules-gamètes, mettant ainsi à nu le noyau spermatique. Dans les premiers stades, le cytoplasme de la cellule est caractérisé par des ondulations et même des déchirures dans sa masse (*fig.* 110). Cette démolition va en s'accentuant jusqu'au stade des figures 111 et 109 où les noyaux sexuels, presque complètement dégagés, ne sont plus entourés que par quelques rares vestiges cytoplasmiques. Les grains de pollen étudiés étant tous des grains mûrs provenant d'étamines dressées non encore en déhiscence, on peut conclure que le phénomène de l'isolement des noyaux-gamètes doit se faire vers la fin du développement.

Dans cette espèce, nous n'avons jamais rencontré de gamètes en involution semblables à ceux de *Knautia arvensis*.

DIPSACUS LACINIATUS

Pour cette espèce, nous avons étudié des grains de pollen mûrs, avant la déhis-

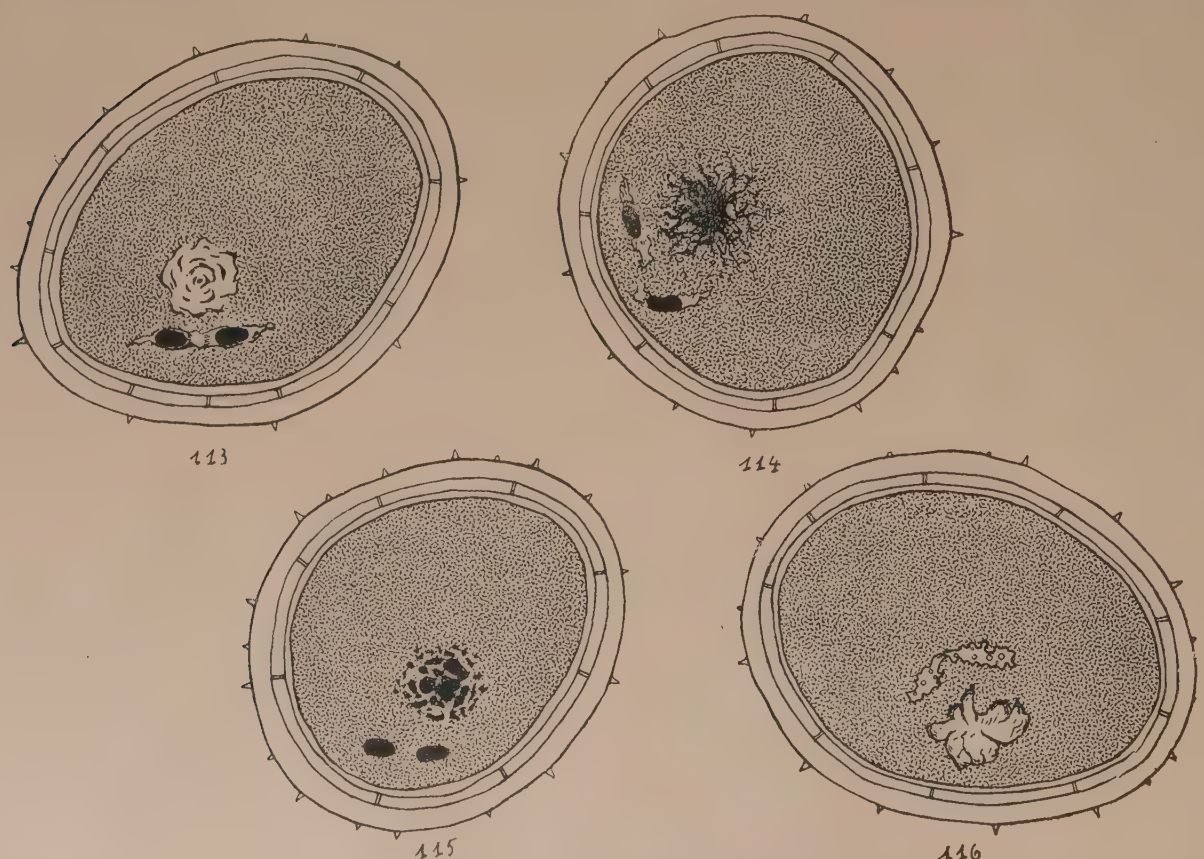


FIG. 113 à 116. — *Dipsacus laciniatus*.
Etats des trois noyaux dans le grain de pollen mûr. — Gr. : 800.

cence des anthères. — A ce moment, le noyau végétatif fortement délabré, est formé d'éléments sinueux ou de fragments de taille variée et polymorphes. — En ce qui concerne les éléments sexuels, les phénomènes observés sont, en général, semblables à ceux présentés par *Dipsacus silvestris* : les noyaux spermatiques sont de forme ovale et à contours très précis; des noyaux à réseau chromatique et nucléole ont également été remarqués dans cette espèce, mais plus rarement que dans l'espèce précédente. La très grande majorité des gamètes est représentée par des noyaux se colorant uniformément. Nos figures (113 à 116) montrent que, là aussi, nous avons pu assister à la désorganisation de la partie cytoplasmique de la cellule-gamète. — De plus, nous relatons que chez *Dipsacus laciniatus*, contrairement à ce qui se passe chez *D. silvestris*, nous avons rencontré des gamètes vacuolisés, à coloration surtout périphérique et à contours fortement démantelés (*fig.* 116). Nous n'avons jamais assisté à une fragmentation intégrale de ces noyaux. De plus, ce phénomène est de beaucoup moins fréquent chez cette espèce que chez *Knautia arvensis*, ou chez *Knautia silvatica*.

DIPSACUS PILOSUS

Les grains de pollen mûrs de cette espèce ont montré un noyau végétatif en démolition, en tout point semblable à celui des espèces précédemment étudiées. Les

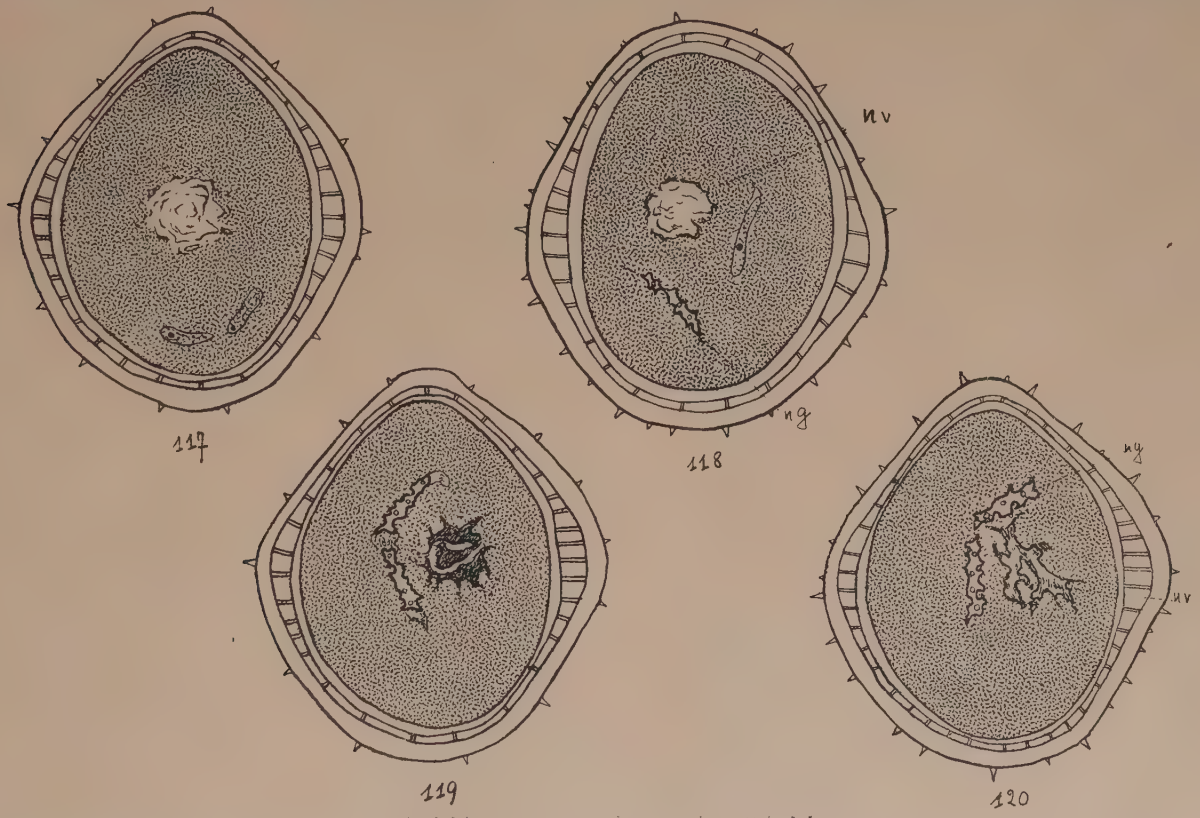


FIG. 117 à 120. — *Dipsacus pilosus.*
Involution du noyau végétatif. Gamètes intacts ou en involution : *nv*, noyau végétatif; *ng*, noyau gamète. — Gr. : 800.

gamètes se présentent sous forme de noyaux allongés, complètement dépourvus de toute trace de cytoplasme. Ces noyaux offraient un réseau chromatique et un nucléole

très nets (*fig.* 117). — A côté de tels grains à noyaux-gamètes constitués normalement, nous en avons trouvé d'autres, assez nombreux, où ces éléments nucléaires étaient colorés d'une façon homogène, et dont les bords étaient corrodés ou profondément anfractueux (*fig.* 119 et 120). Certains des gamètes étaient déjà complètement nus (*fig.* 117), alors que d'autres (*fig.* 119) étaient encore engagés dans leur masse protoplasmique. Des grains de *Dipsacus pilosus*, non moins curieux que les précédents, étaient ceux du type de la figure 118, comportant, à la fois, un noyau spermatique normal à réseau chromatique et nucléole très apparents, et un autre noyau vacuolisé, uniformément coloré et à bords fortement crénelés.

SCABIOSA COLUMBARIA

Les figures 121 à 124 nous montrent des grains de pollen de *Scabiosa Columbaria* arrivés à maturité, mais encore contenus dans des anthères fermées. Les noyaux végé-

FIG. 121 à 124. — *Scabiosa Columbaria.*
Etats des trois noyaux dans le grain de pollen mûr : *nv*, noyau végétatif; *ng*, noyau gamète. — Gr. : 900.

tatifs de tels grains sont aux stades de fragmentation et de pulvérisation que nous connaissons. — Les gamètes, qui se sont plus ou moins complètement dépouillés de leur enveloppe cytoplasmique, sont, les uns à bords ondulés ou fortement crénelés : cette catégorie montre toujours une tendance à l'allongement; les autres, de forme ovale, ont leurs bords lisses et nettement délimités. Ces derniers, pas plus que les premiers, ne présentent de contenu différencié : (réseau chromatique, nucléole); l'ensemble se colore de façon homogène. — Le grain représenté par la figure 124 montre un gamète à contours réguliers, mais dont le contenu se résoud en un ensemble de fragments chromatophiles.

SUCCISA PRATENSIS

Les grains de pollen de cette espèce arrivés au terme de leur évolution, montrent les vestiges de leur noyau végétatif en voie de délabrement. Les gamètes que nous

avons rencontrés dans l'ensemble des grains mûrs de cette espèce, montraient tous des contours réguliers et nets (*fig.* 125 à 128). Parfois, ces limites sont masquées par des débris protoplasmiques provenant de la destruction de la cellule-gamète. Le noyau-

FIG. 125 à 128. — *Succisa pratensis.*
Etats des trois noyaux dans le grain de pollen mûr. — Gr. : 600.

gamète s'est toujours montré homogène au cours de nos examens; jamais un réseau chromatique ni un nucléole ne se sont révélés. Ce phénomène n'étant jamais accompagné d'autres signes de dégénérescence (corrosions ou anfractuosités), nous considérons tous ces gamètes comme aptes à prendre part aux phénomènes sexuels.

CEPHALARIA TATARICA

Plus haut déjà, nous avons fait allusion au caractére spécial que revêt le noyau végétatif dans les grains de pollen mûrs de cette espèce. En général très volumineux, ce noyau se résoud en une multitude de fragments ou grumeaux chromatiques se colorant d'une façon très intense, et localisés autour de la masse principale du noyau (*fig.* 129 à *fig.* 133). — En ce qui concerne les éléments sexuels proprement dits, nous les avons rencontrés sous la forme de noyaux ovales ou légèrement allongés, complètement dépourvus de vestiges protoplasmiques dérivant des cellules spermatiques. Dans d'autres cas, ces noyaux étaient encore entourés de quelques lambeaux cytoplasmiques plus ou moins délabrés. — Ces noyaux sexuels, bien qu'homogènes et ne laissant apparaître aucune structure dans leur masse (ni réseau chromatique, ni nucléole), nous les avons considérés cependant comme normaux.

Il n'en est pas de même de ceux des figures 129 à 133. Chez ces derniers, leur forme plus allongée, leur coloration uniforme unie à la présence de vacuoles, et leurs bords festonnés ou même souvent profondément corrodés, nous laissent supposer qu'il s'agit là d'éléments sexuels profondément atteints dans leurs valeurs reproductrices. Autour

de ces gamètes, nous pouvons voir le cytoplasme de la cellule-gamète aux divers stades de régression. Dans certains grains, nous avons même rencontré des gamètes fracturés transversalement (*fig.* 133).

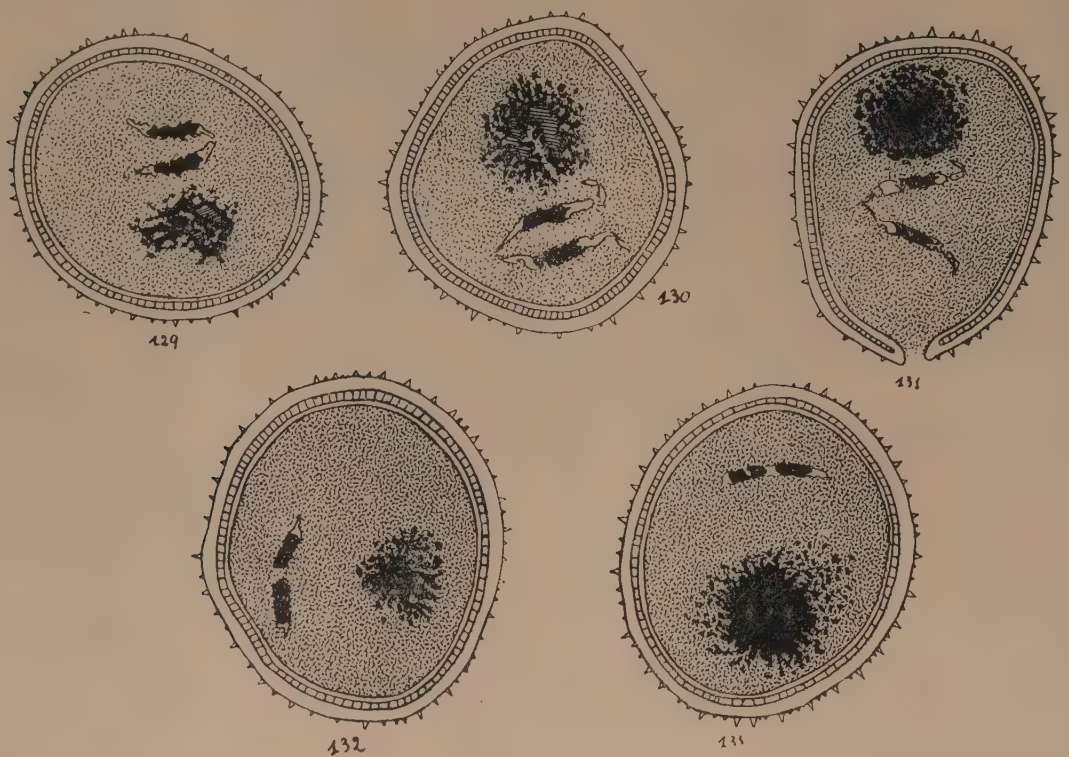


FIG. 129 à 133. — *Cephajaria tatarica.*
Etats des trois noyaux dans le grain de pollen mûr. — Gr. : 600.

MORINA LONGIFOLIA

Le pollen de cette espèce se différencie de celui des espèces que nous venons de passer en revue, par sa forme très caractéristique déjà décrite et figurée, chez *Morina persica*, par MOHL (1834, **102**, p. 54). Il se présente sous la forme d'un tonnelet; il est pourvu de trois pores situés à l'équateur. — Des grains jeunes coupés au stade binucléé (*fig.* 134) montraient, en coupe longitudinale, un noyau végétatif aux contours lobés avec un gros nucléole présentant une cavité granuleuse excentrique : le maximum de pigmentation étant localisé autour de cette cavité. — Ces diverses conformations peuvent d'ailleurs varier beaucoup dans le détail, au même titre que chez *Knautia arvensis* ou *Knautia silvatica*. — A ce moment, la cellule reproductrice, petite, comporte un noyau à deux nucléoles arrondis. Le cytoplasme de la cellule végétative est encore fortement vacuolisé. — A un stade beaucoup plus rapproché de la maturité, nous voyons en coupe transversale (*fig.* 135 et 136) des grains trinucléés. Le noyau végétatif coloré au violet de gentiane a sa membrane nucléaire fortement plissée et même déchirée. Dans l'un des cas, on aperçoit encore nettement le nucléole, lui aussi fortement bosselé. Les cellules-gamètes sont le plus souvent oviformes. La figure 135 représente une cellule, aux extrémités effilées, contournée en croissant. Le noyau

arrondi est chargé de granulations chromatiques denses. Le cytoplasme de la cellule est de structure moins serrée. La figure 136 montre des granulations chromatiques plus importantes, naître au sein du cytoplasme de la cellule spermatique. Des stades

FIG. 134 à 136. — *Morina longifolia.*
Grains de pollen binucléé et trinucléé. Involution du noyau végétatif. — Gr. : 600.

ultérieurs nous ont permis d'assister à la désintégration de cette partie cytoplasmique de la cellule.

***

Résumé. — Donc, en ce qui concerne les noyaux-gamètes du grain de pollen des espèces qui viennent d'être étudiées, nous pouvons dire que la cellule reproductrice, au moment de la mitose de spermatogénèse, divise son noyau. Mais une division cellulaire suit de très près cette division nucléaire, de sorte que, après ces divisions, nous sommes en présence de grains de pollen non seulement trinucléés, mais encore tricellulaires : une grande cellule végétative et deux petites cellules spermatiques. Dans la suite, ces deux dernières cellules, en se débarrassant de leur enveloppe cytoplasmique, deviennent des noyaux-gamètes nus.

Il ressort des études de SCHURHOFF (1919, **127**) que la marche de ces phénomènes n'est pas commune à tous les grains de pollen trinucléés. Ainsi, chez *Sagittaria sagittaefolia*, la cellule reproductrice, même avant la division spermatogénétique, voit son propre protoplasme se confondre avec celui de la cellule végétative : de sorte qu'à aucun moment, il n'y a lieu de parler de cellules-gamètes. — Il en est de même chez *Melandrium album*. — Chez *Sambucus racemosa*, les deux noyaux-gamètes ne proviennent pas de la division d'une cellule reproductrice, mais bien d'un noyau reproducteur. — Chez *Asclepias Cornuti* (GAGER, 1902, **55**, p. 139), les cellules spermatiques suivent le tube pollinique telles quelles, jusque dans le sac embryonnaire. — FINN (1926, **50**) signale des cellules spermatiques dans le pollen et dans le tube pollinique de *Vincetoxicum nigrum* et *V. officinale*. — Dans la famille des Composées, MERREL (1900, **100**) voit et figure des noyaux mâles nus dans le pollen de quelques espèces de *Silphium*. — CHIARUGI (1926, **20**), étudiant *Artemisia nitida*, y voit du

pollen trinucléé où les gamètes sont nus. — PODDUBNAJA (1927, **107**) fait remarquer, à propos du pollen de quelques Cynarées, que les gamètes allongés et étroits sont nus : leur enveloppe plasmatique a disparu. — PODDUNAJA (1933, **109**) dessine des grains de pollen de *Senecio platanifolius* en germination : les deux gamètes sont étroits, longs et nus. — En ce qui concerne les éléments spermatiques des Dipsacacées, M. BRAUN voit des gamètes nus chez *Dipsacus ferox, D. fullonum, D. laciniatus, D. silvestris, Knautia arvensis, Scabiosa Columbaria, S. fumaroides, Callistemma brachiatum* et, alors que dans les cas précédents les noyaux spermatiques se présentent sous forme d'éléments arrondis ou ovales, l'auteur dessine pour *Scabiosa ochroleuca* des organes très allongés, qu'il prend cependant pour des noyaux et non pour des cellules spermatiques. Dans des cas comme *Dipsacus laciniatus, D. silvestris, Knautia arvensis, Scabiosa Columbaria* et *S. fumaroides*, M. BRAUN figure des gamètes à bords précis, se colorant uniformément et ne laissant reconnaître aucun détail dans leur structure. Chez *D. ferox, D. fullonum* et *S. ochroleuca*, il voit, à l'intérieur du noyau spermatique, un nucléole ainsi qu'un nucléoplasme granuleux. L'auteur ne représente jamais les débris plasmatiques entourant le noyau.

A côté de noyaux spermatiques, plus ou moins complètement dégagés de leur enveloppe plasmatique, à contours nets montrant ou non leur structure interne (nucléole et réseau chromatique), nous avons observé des noyaux-gamètes particuliers. Leur masse colorée en violet-clair est chargée de vacuoles. Leur périphérie fixe davantage le colorant et est profondément corrodée et anfractueuse. Des fissures ou cassures traversent parfois les gamètes, qui peuvent quelquefois se résoudre en un ensemble de granulations chromatiques se disséminant dans le cytoplasme. — Il en résulte des grains de pollen anucléés, rencontrés à plusieurs reprises chez *Knautia arvensis*.

A notre connaissance, une telle dégénérescence des gamètes mâles, rendue si évidente par leur démolition, n'a jamais été signalée dans la littérature.

Divisions surnuméraires des gamètes.

Une autre particularité intéressant les noyaux sexuels des grains de pollen mûrs des Dipsacacées, est relative aux divisions supplémentaires dont ces noyaux peuvent être le siège. Sur 300 grains de pollen environ de *Cephalaria tatarica*, étudiés en détail, *nous en avons rencontré deux qui étaient pentanucléés : un noyau végétatif et quatre noyaux spermatiques.*

Parmi les 260 grains de pollen mûrs de *Dipsacus pilosus* examinés, nous en avons trouvé un dont les deux noyaux spermatiques étaient, chacun, au stade de la prophase d'une nouvelle division. Il s'agit bien là d'une division supplémentaire, et non d'une télophase spermatogénétique attardée, puisque les noyaux étaient dépourvus de toute trace plasmatique.

D'autres cas de divisions supplémentaires sont consignés dans la bibliographie botanique : SCHNIEWIND THIES (1901, **124**, p. 26) constate, exceptionnellement, l'existence de cinq noyaux dans un grain de pollen germé de *Scilla sibirica*. — SUESSENGUTH (1923, **136**, p. 18) observe, dans le tube pollinique de *Spathoglottis plicata*, quatre à cinq, et dans un cas même huit noyaux. Dans le cas où il y avait huit noyaux, l'auteur, se basant sur leur forme, pense que quatre de ces noyaux provenaient de la

division du noyau végétatif; les quatre autres, qui étaient disposés par paires, étaient globuleux et ressemblaient aux noyaux spermatiques normaux.

Rotmistrow (1925, **117**), décrivant le pollen d'un assez grand nombre d'espèces, signale le nombre, la taille et la destinée des noyaux contenus dans le grain. Ainsi, chez *Tradescantia virginica*, il voit accidentellement quatre noyaux : un noyau végétatif et trois noyaux reproducteurs. Les gamètes, bien que plus petits, montraient néanmoins la forme en fer à cheval propre aux noyaux reproducteurs normaux de *Tradescantia*.

Trankowsky (1930, **142**) compta, une fois, cinq noyaux (un noyau végétatif et deux paires de noyaux reproducteurs), à l'intérieur d'un tube pollinique de *Galanthus nivalis*.

Fedortschuk (1931, **48**), examinant le grain de pollen de *Cuscuta epithymum* : grain normalement trinucléé, trouve, exceptionnellement, des grains qui, à côté de leur noyau végétatif normal, possédaient trois noyaux reproducteurs. Quant à l'origine du troisième gamète, l'auteur suppose qu'il résulte d'une division supplémentaire d'un des deux gamètes primitifs.

Poddubnaja et Dianova (1934, **110**), étudiant le sac embryonnaire et la fécondation de *Taraxacum kok-saghys*, ont trouvé des gamètes mâles supplémentaires : quatre à huit au lieu de deux. Les auteurs admettent que ce phénomène peut s'expliquer de deux façons différentes : ou bien plusieurs tubes polliniques ont pénétré dans le sac embryonnaire; ou bien les gamètes ont subi des divisions supplémentaires dans le tube.

SOUS-CHAPITRE IV

Études caryologiques

Cas de Polyploïdie.

En considérant diverses unités ou groupes naturels (espèces, genres, familles) créés par les systématiciens, qui les différencient le plus souvent les uns des autres par des caractères purement morphologiques, on peut être amené à se demander si, à côté de tels caractères immédiatement accessibles, ces mêmes groupes naturels se distinguent encore les uns des autres par des caractères chimiques ou cytologiques. — Dans le même ordre d'idées, on peut poser la question suivante : à l'intérieur d'un groupe naturel donné, les caractères morphologiques ne sont-ils pas doublés par des données chimiques, cytologiques ou autres?

Ainsi, dans ces dernières années, l'École de Königsberg, sous la direction de M. Mez (1922, **101**), appliquant les méthodes sériques, est arrivée à un système de classification très semblable à ceux des systématiciens.

Des recherches caryologiques de M. Delaunay (1922, **80**), il résulte que des espèces appartenant à un groupe naturel correspondant sensiblement au genre des systématiciens, sont caractérisées au point de vue caryologique; c'est-à-dire qu'elles possèdent des formules chromosomiques, sinon identiques, du moins très voisines. Au contraire, des espèces appartenant à des groupes différents, mais voisins, relèvent de types caryologiques différents. Et inversement, quand des espèces sont du même type caryologique, elles viennent se ranger dans un même groupe naturel. Si, par contre, elles sont de formules chromosomiques différentes, elles doivent être classées dans des groupes différents.

Les études caryologiques appliquées à la famille des Dipsacacées semblent confirmer pleinement les vues de M. Delaunay.

Ainsi, Tahara (1915, **139**) trouve 8 chromosomes comme nombre haploïde chez *Scabiosa japonica*. — M. Kachidze voit aussi 8 chromosomes chez *Scabiosa ochroleuca*, mais n'en compte que 5 chez *Cephalaria syriaca* (1927, **79**). — M. Chiarugi (1927, **21**) note les chiffres 8 et 16 comme nombre haploïde et diploïde pour *Knautia magnifica;* chez *Knautia silvatica var. dipsacifolia*, il trouve $n = 24$. — M. Risse (1929, **116**) étudie 29 espèces de Dipsacacées appartenant aux genres : *Morina* (1 espèce); *Dipsacus* (3 espèces); *Cephalaria* (5 espèces); *Knautia* (5 espèces); *Scabiosa* (13 espèces); *Succisa* (1 espèce); *Succisella* (1 espèce). Dans tous les cas, l'auteur compte 8 chromosomes comme nombre haploïde et 16 comme nombre diploïde. — M. Braun (1929, **8**, p. 12) étend les observations des précédents auteurs à *Dipsacus ferox*. — M. Kachidze, en 1929 (**80**), reprend l'étude caryologique des Dipsacacées : elle étudie dans le méristème radiculaire, à la fois le nombre et la morphologie des chromosomes

(idiogrammes) de 8 genres et 55 espèces de Dipsacacées. Les résultats obtenus par cet auteur sont consignés dans le tableau suivant :

DIPSACUS

D. azureus Schrenk	18 chromosomes.	*D. plumosus* Koch	18 chromosomes.
D. ferox Lois.	18 —	*D. sativus* Honck	18 —
D. fullonum Mill.	18 —	*D. sylvestris* L.	18 —
D. inermis Wall.	18 —	*D. torsus ?*	18 —
D. laciniatus L.	18 —	*D. chinensis* Batal.	36 —
D. pilosus L.	18 —		

SCABIOSA

S. maritima L.	16 chromosomes.	*S. triniaefolia* Friv.	16 chromosomes.
S. columbaria L.	16 —	*S. vestina* Koch.	16 —
S. fumaroides Vis.	16 —	*S. cretica* L.	18 —
S. holosericea D. C.	16 —	*S. graminifolia* L.	18 —
S. gramuntia L.	16 —	*S. magnifica ?*	18 —
S. ochroleuca L.	16 —	*S. micrantha* Desf.	18 —
S. prolifera L.	18 —	*S. ucranica* L.	18 —
S. pterocephala L.	18 —	*S. caucasica* MB.	36 —
S. songarica Schrenk	18 —	*S. caucasica* MB.	54 —
S. speciosa Royle	18 —	*S. stellata* L.	26 —

MORINA

M. longifolia Wall.	34 chromosomes.	*M. persica* L.	34 chromosomes.

PTEROCEPHALUS

P. plumosus Coult.	18 chromosomes.

CEPHALARIA

C. ambrosioides Schr.	18 chromosomes.	*C. uralensis* Schr.	18 chromosomes.
C. caucasica Litw.	18 —	*C. alpina* Schr.	36 —
C. graeca B. et Sch.	18 —	*C. elata* Schr.	36 —
C. leucantha Schr.	18 —	*C. tatarica* Gmel.	36 —
C. media Litw.	18 —	*C. laevigata* Schr.	36 —
C. rigida R. et S.	18 —	*C. Tschichatchewii* Boiss.	36 —
C. transylvanica L. *var. caucasica*	18 —	*C. syriaca* Schr.	10 —

KNAUTIA

K. orientalis L.	16 chromosomes.	*K. arvensis*	40 chromosomes.
K. hybrida Coult.	20 —	*K. purpurea*	20 —

SUCCISA

S. pratensis Moench.	20 chromosomes.	*S. australis* Wulf.	20 chromosomes.

CALLISTEMMA

C. brachiatum Boiss.	14 chromosomes.

Au cours de nos études sur le développement du gamétophyte mâle de *Knautia arvensis*, nous avons pu compter 8 chromosomes : 1° au moment de la division réductionnelle; 2° au cours de la mitose spermatogénétique (*fig.* 76, 77 et 78).

La constitution chromosomique des noyaux du genre *Knautia*, telle qu'elle résulte des études de M. Kachidze, est particulièrement intéressante. Elle met en évidence une concordance entre la classification du genre et sa constitution caryologique. — Ainsi M. Szabô (1905, **137** et 1911, **138**) divise le genre *Knautia* en trois sous-genres : 1° *Lychnoidea* (ex. *Kn orientalis*); 2° *Tricheranthes* (ex. *Kn. hybrida*); 3° *Trichera* (ex. *Kn. arvensis* et *Kn. purpurea*). — L'étude cytologique de ces diverses espèces montre donc que chacun de ces trois sous-genres possède un « *caryo type* » indépendant; et que, dans une classification basée sur un critérium caryologique, chaque sous-genre doit être considéré comme ayant un « *caryotype générique* » indépendant (Kachidze, 1929, **80**, p. 499). — M. Kachidze, comme M. Delaunay, entend par « *caryotype* », terme créé par ce dernier auteur, une unité systématique comprenant un groupe d'espèces qui ont la même composition chromosomique.

Observations personnelles. — La complexité de la formule chromosomique du genre *Knautia* est plus grande encore. — Nous avons eu l'occasion d'étudier de plus près la caryologie de *Knautia arvensis* et de *Knautia silvatica*. Nos études n'ont que très rarement porté sur des mitoses somatiques, qui sont les plus aptes à nous renseigner sur la morphologie extérieure des chromosomes : fentes cinétiques, fentes acinétiques, satellites (Delaunay, 1929, **39**). Aussi, nous ne considérons que le côté quantitatif de la question.

Knautia arvensis. — Nous avons déjà signalé ailleurs (1934, **76**) l'existence de la polyploïdie. Une anaphase spermatogénétique montrait, dans chacun des deux lots chromosomiques se dirigeant vers les deux pôles, 16 chromosomes, au lieu du nombre haploïde ($n = 8$) habituellement rencontré par nous.

De plus, au cours d'une prophase de spermatogénèse, nous avons pu compter, dans un jeune grain de pollen de *Knautia arvensis*, un nombre de chromosomes égal à 24. — Ici, comme partout ailleurs, les chromosomes étaient légèrement courbés, les extrémités fixant l'hématoxyline avec plus d'énergie que la partie médiane. De plus, dans ce dernier cas, un certain nombre de chromosomes étaient disposés en croix. Le nucléole encore bien visible était peu coloré (*fig.* 137).

Si donc, d'une part, nous considérons l'ensemble des résultats caryologiques obtenus pour cette espèce, et si, d'autre part, nous supposons qu'aux deux formules haploïdes : $n = 16$ et $n = 24$ correspondent les deux formules diploïdes : $2n = 32$ et $2n = 48$, hypothèse d'ailleurs très vraisemblable, nous sommes amené à envisager, dans le cas de *Knautia arvensis*, la série polyploïde suivante :

1° $2n = 16$ (8×2) — Diploïdie — d'après Risse et Jaeger;
2° $2n = 32$ (8×4) — Tétraploïdie — d'après Jaeger;
3° $2n = 40$ (8×5) — Pentaploïdie — d'après Kachidze;
4° $2n = 48$ (8×6) — Hexaploïdie — d'après Jaeger.

Dans cette série polyploïde, nous avons à distinguer deux sortes de formes : les unes (diploïdie, tétraploïdie, hexaploïdie), sont caractérisées par des nombres chro-

mosomiques qui sont des multiples pairs du nombre basal 8 (artioploïdie de JEFFREY, 1925, **77**); l'autre (pentaploïdie), comporte un nombre de chromosomes qui est un multiple impair (5) du nombre basal (périssoploïdie de JEFFREY). Il en serait de même de la triploïdie, modalité non encore rencontrée (8 × 3). — Ces deux catégories de formes polyploïdes se distinguent par ce fait que, chez la première, la polyploïdie est équilibrée et stable dans la descendance, en raison du nombre pair de génomes ou groupements chromosomiques doués d'affinité réciproque. Les formes à sporophyte périssoploïde (triploïdie, pentaploïdie), au contraire, ne sont pas équilibrées ni stables dans leur descendance sexuée, en raison du nombre impair de groupements chromosomiques. Elles présentent toutes une réduction chromatique irrégulière : les chromosomes de l'un des génomes ne trouvant pas de partenaires, sont distribués indifféremment et au hasard à l'un ou à l'autre des deux pôles. Il en résulte la formation d'un grand nombre de gamètes stériles.

Pour ce qui est de l'origine de cette multiplication du nombre des chromosomes

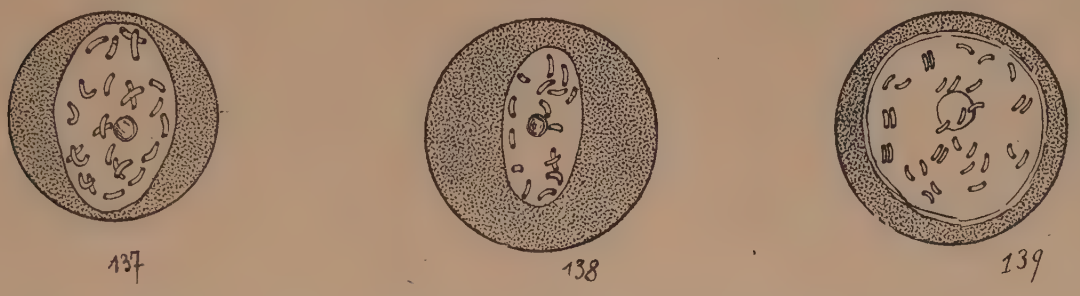


FIG. 137. — *Knautia arvensis.*
Prophase de la mitose du noyau reproducteur du grain de pollen montrant 24 chromosomes. — Gr. : 1.200.

FIG. 138 et 139. — *Knautia silvatica.*
En 138, prophase de la mitose du noyau reproducteur du grain de pollen montrant 16 chromosomes.
En 139, prophase de la division hétérotypique des cellules-mères définitives du pollen, montrant 32 chromosomes.
— Gr. : 1.000.

chez *Knautia arvensis*, nous sommes réduit à des hypothèses. Nous reproduisons rapidement les opinions fréquemment soutenues à propos de la naissance des formes polyploïdes en général. On admet qu'il s'agit de mutations.

Les mutants tétraploïdes peuvent naître à la suite de l'interruption de la première mitose de l'œuf fécondé normal et à 2 *n* chromosomes : les 4 *n* chromosomes nés au cours de la mitose, au lieu d'être répartis dans deux noyaux, feront partie d'un seul noyau (GUILLERMOND, **64**, p. 894). — Une telle forme peut encore naître de l'union de deux gamètes non réduits produits par une plante diploïde. — Les formes hexaploïdes pourraient avoir comme origine la fusion entre un gamète à 4 *n* et un gamète à 2 *n* chromosomes (GUYÉNOT, 1930, **65**, p. 222). — Les formes tétraploïdes pourraient naître de même, de la fusion d'un gamète à *n* chromosomes avec un gamète à 3 *n* chromosomes.

Les mutants triploïdes peuvent dériver de l'union d'un gamète à *n* chromosomes avec un gamète à 2 *n* chromosomes.

Les mutants pentaploïdes dériveraient de la fusion d'un gamète à 2 *n* chromosomes avec un gamète à 3 *n* chromosomes.

Étant donnée l'existence de cette série encore incomplète de mutants polyploïdes

chez *Knautia arvensis*, des recherches s'imposent en vue de la découverte dans la nature du chaînon encore manquant : la triploïdie; et dans le cas où l'observation se montrerait infructueuse, on pourrait peut-être la produire par voie expérimentale, en pollinisant les stigmates d'individus à gamétophytes normaux ($n = 8$) par du pollen diploïde ($n = 16$).

Il est également intéressant de se demander quelles sont les relations de ces divers états caryologiques de cette espèce qui, comme on le sait, est très fortement polymorphe. L'étude approfondie du stock chromosomique contribuerait peut-être à éclairer la systématique, encore si confuse chez cette espèce. Nous continuons à étudier cette question.

Knautia silvatica. — Nos études caryologiques sur *Knautia silvatica*, n'ont jamais mis sous nos yeux des noyaux haploïdes à 8 chromosomes : nombre cependant indiqué par M. Chiarugi (1927, **21**) et M. Risse (1929, **116**). — Nous avons fait porter nos recherches : 1° sur la mitose de spermatogénèse (*fig.* 138); 2° sur la division réductionnelle de la cellule-mère définitive du sac embryonnaire; 3° sur la prophase de la division hétérotypique des cellules-mères définitives du pollen (*diacinèse*). Dans ces dernières préparations (*fig.* 139), assez nombreuses, certains chromosomes étaient disposés par paires (*gemini*), alors que d'autres étaient épars. Il s'agissait là de cellules-mères de pollen observées dans de jeunes capitules cueillis sur des pieds rigoureusement unisexués femelles.

De plus, des examens de contrôle ont été effectués dans des tissus végétatifs (tégument de l'ovule).

Au cours de ces recherches, nous avons également tenu compte du sexe de l'individu qui avait fourni les organes. Ces derniers provenaient de pieds hermaphrodites, de pieds femelles et de pieds gynomonoïques.

Les résultats de l'ensemble de ces observations établirent l'existence d'un sporophyte à 32 chromosomes, fournissant des gamètes à 16 chromosomes, aussi bien pour les pieds hermaphrodites que pour les pieds femelles et gynomonoïques.

En étudiant *Knautia silvatica var. dipsacifolia*, Chiarugi (1927, **22**) trouve que le nombre haploïde de chromosomes, déterminé dans les noyaux des cellules-mères définitives du pollen, est égale à $n = 24$: ce qui donne pour le nombre diploïde : $2n = 48$ (hexaploïdie $8 \times 6 = 48$). Dans *Knautia silvatica* comme dans *Knautia arvensis*, il semble donc qu'il existe une série polyploïde :

1° $2n = 16$ (8×2) — Diploïde — d'après Chiarugi et Risse;
2° $2n = 32$ (8×4) — Tétraploïdie — d'après Jaeger;
3° $2n = 48$ (8×6) — Hexaploïdie — d'après Chiarugi.

Ces divers mutants polyploïdes, ayant des génomes en nombre pair et formés de chromosomes doués d'affinité réciproque, la réduction chromatique peut s'opérer normalement, et assurer à un mutant donné une descendance sexuelle stable. — Des formes périssoploïdes peuvent apparaître à la suite de fusions entre 2 gamètes provenant de deux mutants différents, au même titre que chez *Knautia arvensis*. — Cependant, chez *Knautia silvatica* de telles formes n'ont pas encore été signalées.

De plus, M. Chiarugi signale un autre fait qui, comme la polyploïdie, est nou-

veau pour les Dipsacacées. C'est la différence de grandeur des chromosomes chez *Knautia silvatica var. dipsacifolia :* 6 gemini sont très gros, 9 autres sont de grandeur moyenne, les 9 derniers sont très petits. L'auteur contrôle ces chiffres et ces différences de dimension, dans une cellule végétative de l'ovule dont le noyau contient 48 chromosomes : 12 longs, 18 moyens, 18 courts.

Les biologistes sont d'accord sur la grande importance qu'il faut attribuer aux mutants polyploïdes équilibrés, dans l'évolution et dans la création de nouvelles espèces. En raison de groupements chromosomiques (génomes) en nombre pair, la réduction chromatique évolue normalement, et produit des gamètes fertiles. Il en résulte des formes stables dans la descendance, de véritables espèces nouvelles. — Les formes périssoploïdes, au contraire, en raison du nombre impair de génomes, sont caractérisées par une réduction chromatique irrégulière : ce sont des formes instables, qui ne peuvent se maintenir régulièrement que grâce à une reproduction asexuée. Elles ne jouent qu'un rôle très secondaire dans la formation de nouvelles espèces.

Chapitre IV

LE PARA-GYNODIMORPHISME ET LE PARA-ANDRODIMORPHISME

A plusieurs reprises déjà (pp. 10; 69), nous avons fait ressortir que, pour qu'il y ait gynodiœcie, il ne suffit pas qu'à côté de pieds hermaphrodites il existe des pieds unisexués femelles; et, pour une raison analogue, on peut dire que la gynomonœcie n'est pas conditionnée exclusivement par la coexistence sur le même individu de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles. En effet, rien ne nous empêche de supposer que des facteurs, autres que ceux qui provoquent cette « *progression phylogénétique* » vers l'unisexualité femelle, peuvent intervenir pour diminuer ou même annuler la valeur fonctionnelle de l'appareil mâle. M. CORRENS est, à notre connaissance, le premier auteur qui se soit posé cette question (1928, **33**, p. 115) : il ne s'agit pas toujours de gynodiœcie vraie, dit-il, lorsque à côté de plantes hermaphrodites, il y a des plantes femelles dont le caractère femelle est héréditaire. Parfois il ne s'agit que d'une monstruosité héréditaire, et l'auteur allemand a créé le terme de para-gynodiœcie pour désigner ces états sexuels particuliers. Nous adoptons cette dénomination, en y ajoutant celle de para-gynomonœcie, pour désigner des cas où un individu porte à la fois des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles : ces dernières relevant d'un agent causal différent de celui qui caractérise la gynomonœcie vraie. Nous avons déjà, antérieurement (p. 65), cité un cas de para-gynomonœcie. Pour l'ensemble des phénomènes, nous proposons le terme de *para-gynodimorphisme.*

Parallèlement, nous disons que, pour qu'il y ait androdiœcie ou andromonœcie, il ne suffit pas qu'à côté de pieds ou de fleurs hermaphrodites, il y ait des pieds ou des fleurs mâles. Ces formes d'apparence androdimorphe, même si elles se transmettent à la descendance, peuvent très bien être provoquées par des causes autres que celles qui président à cette « *évolution phylogénétique* » vers l'état unisexué mâle. Donc, à côté d'un para-gynodimorphisme, il y a lieu de prévoir un *para-androdimorphisme* avec ses deux modalités respectives : la *para-andromonœcie* et la *para-androdiœcie.* Antérieurement (p. 68), nous avons mentionné un cas de para-androdimorphisme.

Les cas de para-gynodimorphisme étant de beaucoup les plus nombreux, ce sont eux surtout qui fixeront notre attention. Nous citerons et étudierons les rares cas para-androdimorphes, au fur et à mesure qu'ils se présenteront dans le plan d'étude que nous avons adopté.

En dehors de l'évolution phylogénétique vers l'unisexualité mâle ou femelle, ces états sexuels peuvent être réalisés par plusieurs causes de natures très diverses :

A) L'androcée ou le gynécée peuvent être rendus stériles à la suite d'une régression morphologique héréditaire;

B) L'androcée ou le gynécée peuvent être stérilisés par castration parasitaire;

C) L'androcée peut avorter par des raisons d'ordre nutritif (p. 63);

D) L'androcée et le gynécée peuvent subir des régressions pour des causes encore indéterminées.

A) La stérilité de l'androcée, comme conséquence d'une métamorphose régressive

Le verticille staminal peut subir une métamorphose régressive; les étamines étant transformées en pétales. Ce phénomène amenant la stérilité de l'appareil sexuel mâle, produit donc des fleurs, des capitules et des individus unisexués femelles. Cette observation de la pétaloïdie des étamines s'étend à un grand nombre de végétaux supérieurs, et n'est nullement réservée aux plantes gynodimorphes. Le problème qui se pose est, en effet, celui des fleurs doubles. — GOEBEL (1886, **58**), qui a étudié cette question, trouve que cette métamorphose peut affecter les représentants de diverses familles : telles les Caryophyllacées, Renonculacées, Crucifères, Papavéracées, Violacées, Malvacées, Géraniacées, Balsaminacées, Bégoniacées, Onagracées, Rosacées. Pour le groupe des Gamopétales, les Campanulacées, Lobéliacées, Rubiacées, Agrégatées (Dipsacacées et Composées), Solanacées, Primulacées, Apocynacées, Convolvulacées, Gesnéracées; les Liliacées chez les Monocotylédones. Pour ce qui regarde les Dipsacacées, les fleurs doubles ont été signalées par MAGNUS et LUWDIG (1881, **97**) chez *Knautia arvensis, Succisa pratensis, Scabiosa Columbaria;* chez *Knautia arvensis,* par CORRENS (1928, **33**). HEGI (1906, **69**, p. 289) signale des fleurs doubles chez *Succisa pratensis.*

FIG. 140. — *Cephalaria leucantha.*
Androcée à pièces transformées en lames pétaloïdes. — Gr. : 4.

Nous-même avons pu confirmer l'observation de MAGNUS et LUDWIG sur *Knautia arvensis ;* et remarquer que la pétaloïdie des étamines se rencontre également chez *Cephalaria leucantha* (*fig.* 140). Cette observation a été faite en août 1934, sur des individus de cette espèce vivant sur les terrains incultes environnant le Collège des Écossais à Montpellier. Chez aucune autre espèce de Dipsacacées, nous n'avons rencontré des étamines transformées en lames pétaloïdes, bien qu'un très grand nombre de fleurs de chaque espèce aient été examinées par nous.

Au cours du relevé effectué (p. 182) le 11 mai 1936, sur *Knautia arvensis,* nous avons tenu compte des pieds à étamines pétaloïdes. Or, sur 83 pieds trouvés à ce moment, qui coïncidait avec le début de la floraison de cette espèce, huit portaient des capitules à fleurs doubles, c'est-à-dire 10% environ. D'autres relevés effectués plus tard conduisaient aux proportions suivantes : 7% environ (24 mai, colline de Wangen); 0,6% (1er juin colline de Wangen). — Il semble donc que les pieds à lames pétaloïdes se comportent, en ce qui concerne le moment de l'épanouissement de leurs capitules, comme les pieds femelles. Les fleurs n'ayant que des pétales à construire à la place des étamines, sont astreintes à un effort moindre que celles qui ont à produire un appareil mâle fonctionnel.

Il résulte des observations précédentes et de ce qui est développé plus loin dans la partie réservée à la répartition des formes sexuelles dans l'espace (p. 181), qu'au début de la floraison, les pieds femelles, ainsi que ceux ne portant que des fleurs doubles, sont plus abondants que pendant le reste de cette floraison. Cette observation

fait corps avec celle de De Candolle (1832, **15**, t. II, p. 479) qui veut que les fleurs doubles fleurissent avant les autres.

Description des différents aspects que peuvent revêtir les étamines pétaloïdes.

Comme ces productions pétaloïdes remplacent intégralement les étamines, il est difficile de savoir quelle est la catégorie d'étamines qu'elles remplacent; si ce sont des étamines normales fertiles ou des étamines aux différents stades de réduction. — Ici, nous citons une observation de Magnus et Ludwig (1881, **97**). Ces auteurs remarquent que, parfois, dans les fleurs femelles de plantes gynodioïques, comme *Succisa pratensis*, *Knautia arvensis* et *Scabiosa Columbaria*, les étamines sont remplacées par des lames pétaloïdes. Ils concluent que ce sont les fleurs femelles qui sont doubles

Fig. 141. — *Knautia arvensis*.
Polymorphisme des lames pétaloïdes, — Gr. : 3,5.

alors que les *mâles* ne le sont pas. Goebel (1886, **58**, p. 275) pense que la tendance des étamines à l'avortement peut être mise en relation directe avec la formation des organes pétaloïdes. — Si nos propres recherches nous ont permis de voir sur *Knautia arvensis* des lames pétaloïdes dérivant sans aucun doute d'étamines en voie de régression (*fig.* 141), il n'en est pas ainsi pour la grande majorité des cas observés. En effet, le plus souvent, les productions pétaloïdes dérivent d'étamines à filets et anthères développés normalement; ces productions, de taille souvent grande, se sont installées dans les fleurs hermaphrodites. Nos recherches systématiques sur *Knautia arvensis* nous ont permis de trouver *tous les stades intermédiaires* entre l'état normal et la production entièrement pétaloïde (*fig.* 142 à 144) : il s'agit donc, là aussi, d'une série continue et ininterrompue de stades de régression.

Le premier signal vers la pétaloïdie des étamines est donné par un développement particulier des tissus du connectif. Ce dernier dépasse le niveau des loges, sous la forme d'une petite languette triangulaire, colorée le plus souvent en un violet très

intense, qui attire aussitôt l'attention sur ce genre de capitules, d'ailleurs très rare (Wangen, 28 juillet 1935). Ces anthères mesurent 2,5 à 3 mm. de long et jusqu'à 1 mm. de large : dimensions habituelles; le filet au contraire ne mesure que 3,5 à 4 mm. de long. Il en résulte que les anthères sont insertes : leur extrémité supérieure coïncidant plus ou moins exactement avec celles des pétales latéraux. Les filets s'insèrent au fond du tube corollin, plus bas que ne le fait le filet d'une étamine normale. A la surface de ce filet, on remarque un grand nombre de poils tecteurs et sécréteurs. D'autre part, ce filet s'insère, par sa région supérieure, presque à l'extrémité inférieure de l'anthère qui n'est donc pas rigoureusement médifixe. La région inférieure du filet, surtout celle où il entre en concrescence avec la corolle, est chargée de mâcles d'oxalate de chaux. — L'étude histologique de l'anthère révèle deux loges à deux sacs chacune. Les parois des sacs sont constituées par un épiderme et une assise méca-

FIG. 142 à 144. — *Knautia arvensis.*
Androcée pétaloïde ou semi-pétaloïde. — Gr. : 5.

nique pourvue d'épaississements lignifiés. A l'intérieur des sacs se trouvent des grains de pollen conformés normalement.

Un stade plus avancé dans la régression (*fig.* 143) est caractérisé par des anthères se présentant sous la forme de lamelles triangulaires ayant jusqu'à 4 mm. de long et 1,5 mm. de largeur basale : base légèrement cordiforme. La partie lancéolée supérieure dérive de la petite lamelle triangulaire décrite plus haut, qui a subi un développement plus intense : elle est colorée de la même façon que les pétales et renferme des nervures. Le connectif se développe également d'une façon anormale au niveau des anthères, en provoquant l'éloignement des deux loges. Au cours de cette transformation, les deux sacs internes avortent en diminuant de longueur; ils sont remplacés par un tissu pétaloïde provenant du connectif. Les deux sacs externes persistent plus longtemps. Toutefois, les sacs vont en s'amincissant de plus en plus, cédant la place au tissu pétaloïde, jusqu'au moment où ces sacs marginaux réduits à deux petits îlots vont disparaître complètement à leur tour. Les filets sont larges, souvent un peu contournés; ils portent des poils tecteurs et sécréteurs et sont incrustés de mâcles d'oxalate de chaux. Le filet s'insère sur l'anthère presque à sa base. A l'autre extrémité, le filet s'insère au fond de la gorge corolline; la région de concrescence entre filet et corolle étant moins large que dans le cas des étamines normales. Au point de vue histologique, les fleurs ainsi décrites nous ont montré un pollen d'apparence normale.

Les lames qui n'ont plus que deux sacs marginaux, réduits, nous ont montré des grains de pollen rappelant ceux des petites étamines : de couleur jaune paille, de forme plus ou moins bosselée.

Par l'étude de ces stades de transition, nous avons donc montré que les lames pétaloïdes proviennent de la transformation des anthères fertiles qui sont remplacées par un tissu pétaloïde provenant du connectif. Nous pouvons donc répondre à cette phrase de CORRENS (1907, **29**, p. 162) qui dit, en parlant de *Knautia arvensis* à lames pétaloïdes, qu'en considérant uniquement des fleurs doubles, on ne peut pas savoir si ce sont des rudiments d'étamines, ou déjà des étamines fertiles, qui sont devenues pétaloïdes.

La figure 141 nous donne une idée du polymorphisme que peuvent revêtir ces formations pétaloïdes chez *Knautia arvensis*.

Une autre question qui se pose est la suivante : le doublement des fleurs entraîne-t-il un affaiblissement de la valeur sexuelle de l'appareil femelle? En cueillant des akènes sur des capitules ayant porté des fleurs doubles, nous avons pu constater que, dans un cas, tous les akènes étaient stériles, alors que dans un autre une fraction seulement arrivait à germer : phénomène qui ne signifie pas grand'chose, car des fruits provenant de fleurs simples ont donné des résultats analogues. Mais ce qui est important, c'est une observation faite sur un capitule portant des fleurs doubles, où style et stigmate étaient également influencés par le processus aboutissant à la pétaloïdie. Style et stigmate avaient perdu leur forme habituelle, pour faire place à un organe coloré comme les lames pétaloïdes, de forme arquée ou tordue. — Dans ce cas, la stérilité est donc due à ce fait que le gynécée, lui aussi, était influencé.

M. CORRENS (1906, **28**, p. 471), étudiant la descendance de *Knautia arvensis* à androcée pétaloïde, trouve que la pétaloïdie est héréditaire. En 1928 (**33**, p. 117), le même auteur signale que, dans les croisements, cette même forme pétaloïde se comporte comme race dominante.

De cette étude, il ressort que ce doublement des fleurs est essentiellement différent du gynodimorphisme. — Le gynodimorphisme a pour but de faire évoluer la sexualité d'une espèce, d'un stade initial hermaphrodite vers un stade terminal unisexué femelle. Le phénomène de pétaloïdie, lui, a pour tendance la métamorphose des verticilles sexuels, mâle ou femelle (cas des étamines et des styles transformés en lames), c'est-à-dire la formation de fleurs asexuées. D'ailleurs, ce phénomène de la pétaloïdie s'observe également chez les espèces non gynodimorphes, et par conséquent il est impossible, dans ces cas, de faire figurer ces lames pétaloïdes dans une série réductionnelle (*Papaver*, *Rosa*, etc.). L'aboutissement final de cette métamorphose est une fleur *asexuée* et non une fleur *unisexuée*. — Ce sont donc là deux phénomènes étrangers l'un à l'autre.

A propos de la cause provoquant l'apparition des lames pétaloïdes chez *Knautia arvensis*, M. MOLLIARD (1895, **103**, p. 80), dans son travail sur les cécidies florales, relate que chez *Knautia arvensis* parasité par *Peronospora violacea* BERK., l'un des sacs polliniques ne se développe pas, et qu'à sa place on trouve un tissu homogène à coloration d'un violet intense. C'est le début d'une pétaloïdie de l'androcée. Comme M. CORRENS (1906, **28**, p. 471), nous n'avons pu déceler la présence de ce parasite ni dans les fleurs doubles typiques, ni dans les stades de transition séparant la fleur hermaphrodite de la fleur à androcée entièrement pétaloïde. — Si certains auteurs

ont observé, à la surface d'un capitule, la coexistence de lames pétaloïdes et du parasite, il peut très bien n'y avoir là qu'une coïncidence, sans aucun rapport de cause à effet.

B) La stérilité de l'androcée, comme conséquence du parasitisme
Les Mycocécidies florales

Toutes les fois qu'une plante se trouve être le siège d'une association plus ou moins étroite avec un autre organisme, et que cette association n'est profitable qu'à ce dernier, au détriment de la plante, on est en présence d'un cas de parasitisme. Ces associations parasitaires s'appellent *cécidies*, et plus spécialement *phytocécidies* ou *zoocécidie*, suivant que le parasite est une plante ou un animal (MOLLIARD, 1895, **103**, p. 67). — Dans le cas particulier qui nous occupe, nous verrons que des champignons inférieurs parasitent des fleurs de Dipsacacées : il s'agit donc là d'une phytocécidie et plus spécialement d'une *mycocécidie florale*.

Nous allons passer en revue les différentes catégories de transformations de l'appareil floral, sous l'action des agents parasitaires, en fixant surtout notre attention sur les répercussions que ce parasitisme peut avoir à l'égard des phénomènes de sexualité.

Les champignons inférieurs parasitant l'appareil floral des Dipsacacées appartiennent aux groupes des *Ustilaginacées*, des *Péronosporacées* et des *Tuberculariacées*.

Les Mycocécidies à Ustilaginacées.

Les Ustilaginacées observées dans les fleurs des Dipsacacées sont au nombre de trois : *U. Scabiosae* (SOWERBY) WINTER, qui habite les fleurs de *Knautia arvensis* et de *Knautia silvatica ; U. intermedia* SCHROETER, parasitant celles de *Scabiosa Columbaria*, et *U. succisae* P. MAGNUS, dont la plante hôte est *Succisa pratensis* (SCHELLENBERG, 1911, **121**, p. 56).

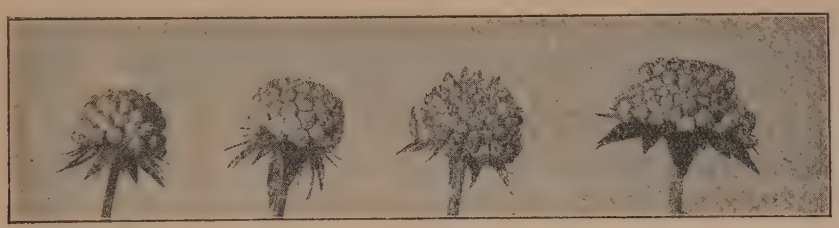


FIG. 145. — *Knautia arvensis*.
Capitules parasités par *Ustilago Scabiosae*, à des stades plus ou moins proches de l'épanouissement des fleurs. — Gr. : 2/3 grand. nat.

Ustilago Scabiosae (SOWERBY) WINTER. — Nous avons étudié de près les capitules et les fleurs de *Knautia arvensis* parasités par *U. Scabiosae*. — L'action morphogène de cette *Ustilaginée* semble limitée aux organes floraux de la plante : le reste du végétal ne montrant aucune anomalie. Les capitules sont ainsi le siège de l'ensemble des modifications morphologiques provoquées par le champignon. En effet, bien avant leur épanouissement, les capitules attaqués se distinguent déjà nettement des capitules normaux. Les capitules-boutons infestés prennent une forme sub-globuleuse, hémisphérique (*fig.* 145) qui les fait ressembler beaucoup plus à un capitule

de *Succisa pratensis* que de *Knautia arvensis*. Cette forme particulière du capitule provoque également un changement dans la direction des bractées de l'involucre : dans le cas des capitules normaux, à l'état de bouton avancé et même au moment de l'anthèse, les bractées sont à direction ascendante ou voisine de l'horizontale; celles des capitules attaqués sont nettement réfléchies vers le bas (*fig.* 145). Les dimensions moyennes de tels capitules sont : 2 cm. de large et 1,5 cm. de haut. La forme bombée est due à ce que chaque fleur mesure, à la veille de son épanouissement, 2 à 3 mm. de large et 4 à 5 mm. de long; alors qu'une fleur non infestée d'un même individu ne mesure, pour la même longueur, que 1,5 mm. de large. Cette forme trapue et fortement distendue des fleurs infestées, est due à l'état particulier des étamines. Quand, à ce moment, on écarte les lobes de la corolle, on remarque que la cavité corolline est remplie d'une poussière ocre-violacée sortant d'anthères complètement distendues. Il en résulte qu'au moment de l'anthèse, ces capitules saupoudrées de poussière colorée fixent davantage encore l'attention qu'à l'état de bouton. La teinte bleu-lilas ou bleu-violette fait place à une couleur ocracée sale.

Il est à remarquer que le mode d'épanouissement des différentes régions florales du capitule est identique à celui des capitules normaux : c'est la zone périphérique ou la zone médiane, ou les deux simultanément, qui donnent le signal de l'épanouissement.

Ce qui fixe l'attention dans une telle fleur ouverte, c'est l'état des étamines. Les filets médifixes sont de longueur variable : 6, 9 ou 11 mm. Dans la fleur non encore épanouie, les filets sont courbés en crosse comme ceux des fleurs hermaphrodites normales. — Pour beaucoup de fleurs parasitées cependant, ces filets sont irrégulièrement contournés. Les anthères diffèrent considérablement des anthères normales. Celles des fleurs épanouies ou à la veille de l'épanouissement, atteignent une longueur oscillant entre 2 et 3 mm. A ce moment du développement, les deux loges fortement béantes livrent la totalité de leur contenu violacé. Les plans de symétrie des deux loges font entre eux un angle aigu, dont le sommet correspond à la ligne de contact des deux loges. Les deux plans de symétrie de ces deux loges sont fortement rejetés en arrière; les régions dorsales de ces loges pouvant même se toucher l'une l'autre; leur contour est très irrégulier, bosselé; leur couleur bleue normale a fait place à la couleur ocracée sale. Les anthères sont donc fortement délabrées et déformées; les tissus pouvant même se déchirer. — A un stade plus jeune, les anthères non ouvertes se distinguent déjà par leur forme trapue : 2 mm. de long sur 1,5 mm. de large, et leur couleur jaune blanchâtre brillante. — La conséquence de cet état est la stérilité de l'appareil mâle.

Ce parasite a été observé pour la première fois par Sowerby en 1803 (Tulasne et Schellenberg) : il l'appelle *Farinaria Scabiosae* Sow. L'auteur relate que ce parasite vit dans les anthères de *Scabiosa arvensis* et en détruit le pollen; puis qu'il se répand sur ses corolles en poussière abondante d'un brun clair.

L'*Uredo flosculorum* de D. C. (1815, **14**, p. 79), ne doit pas être identique au champignon de Sowerby, car le botaniste français dit : « *Il ressemble beaucoup à* Uredo receptaculorum (*qui attaque les réceptacles des Chicoracées*), *et offre, ainsi que lui, une poussière abondante, d'un brun tirant sur le pourpre surtout lorsqu'on l'humecte, composée de globules sphériques et sans pédicelle ; mais, au lieu de croître sur les réceptacles, on le trouve à l'intérieur même des fleurs de scabieuse, qu'il remplit quelquefois en entier ;*

*les étamines paraissent sortir intactes de ces fleurons, pleines de poussière. J'ai trouvé cette singulière sorte d'*Uredo *dans les Alpes-Maritimes, sur la scabieuse des champs* ».

L'Ustilaginée ainsi décrite par DE CANDOLLE est synonyme de *Ustilago intermedia* SCHROETER. En effet, RABENHORST dit à propos de cette dernière espèce (1884, **111**), que la poussière des spores se trouve dans les anthères à peine déformées qui souvent contiennent encore du pollen. — En 1847, TULASNE, dans son important travail sur les Ustilaginées et les Urédinées (1847, **143**, p. 99), cite *Ustilago flosculorum*, D. C., mais prévoit déjà que ce champignon doit être différent de *Farinaria Scabiosae* de SOWERBY. — Il s'agit donc de *Ustilago Scabiosae* (SOWERBY) WINTER, dont la description typique est donnée dans la flore cryptogamique de RABENHORST : les spores sont globuleuses ou faiblement aplaties d'un côté, rarement elles sont courtement elliptiques, presque incolores. Réunies en grand nombre elles ont une couleur chair pâle. Elles ont 9 à 10,5 μ de diamètre ou jusqu'à 12 μ de long; les parties en relief sont basses et les mailles étroites. Cet auteur aussi les signale dans les anthères de *Knautia arvensis* et de *Knautia silvatica*.

Les individus portant des capitules attaqués par *Ustilago Scabiosae* sont loin d'être rares. Le 24 mai 1936, sur 268 individus de *Knautia arvensis* cueillis sur la colline de Wangen, nous avons compté 4,6% de pieds attaqués par *Ustilago scabiosae*. Un peu plus tard, le 1er juin, sur 1.154 individus étudiés dans la même localité, nous en avons compté 84 attaqués par le même parasite, soit 7,3%. Ils semblent d'ailleurs être plus fréquents en certains endroits où on les voit groupés en taches, ne comportant presque exclusivement que des pieds malades. De tels peuplements ont été remarqués par nous dans certaines prairies de la colline de Wangen. — Parmi les 117 pieds de *Knautia silvatica*, vivant sur les plates-bandes d'essais du Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, un seul individu, celui qui correspond au numéro 62, s'est montré attaqué par *Ustilago Scabiosae* dès la première année de sa floraison (1935). Ce pied, comme tous les autres, passait l'hiver 1935-1936 à l'état de rosette ne présentant aucune anomalie. Dès le mois de juin 1936, ce même individu, comme les autres, épanouissait ses fleurs. Or, comme l'année précédente, elles étaient encore toutes attaquées par la même Ustilaginée. — Il est également remarquable que les pieds voisins n'aient pas été atteints par le parasite.

Développement de l'androcée dans les fleurs femelles, sous l'influence du parasite. — Il arrive quelquefois que les capitules d'un même pied ne sont pas parasités tous à la fois, de sorte qu'à côté des capitules malades, on peut observer des capitules qui se sont développés normalement. Cette observation présente un certain intérêt. En effet, comme les fleurs soumises à l'action de ce parasite montrent constamment des étamines ressemblant par les dimensions de leurs filets et de leurs anthères beaucoup plus à des étamines normales de fleurs hermaphrodites qu'à des étamines avortées de fleurs femelles, on pourrait être tenté de croire que ce parasite ne s'attaque qu'aux fleurs hermaphrodites épargnant les fleurs unisexuées femelles. Une observation plus poussée montre qu'il n'en est nullement ainsi. — Dans la nature (colline de Wangen), ainsi que dans le Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg; nous avons eu l'occasion d'observer des pieds de *Knautia arvensis* incomplètement attaqués. Or, tous les capitules non atteints ne portaient que des fleurs toutes rigoureusement unisexuées femelles à étamines très réduites, alors que les capitules atteints

FIG. 146. — *Knautia arvensis.*
Développement de l'androcée dans une fleur femelle parasitée par *Ustilago. Scabiosae.* — Gr. : 4.

portaient des fleurs du type de celles que nous avons décrites plus haut. Nous étions dont là en présence de pieds unisexués femelles, dont les fleurs, sous l'action stimulante du parasite, avaient vu se développer un androcée. Tout se passa donc comme si les spores de cette Ustilaginée ne pouvaient se développer ailleurs que dans les anthères de la scabieuse des champs.

L'étude comparée des capitules et des fleurs parasités et non parasités, provenant de ce pied qui pendant deux ans de suite s'est montré rigoureusement unisexué femelle, nous a permis de nous rendre compte de l'importance des modifications, morphologiques et histologiques, provoquées par le champignon (*fig.* 146). Les résultats de cette étude comparée sont résumés dans le tableau ci-dessous :

	Capitules à fleurs femelles non attaquées Dimensions en m/m	Capitules à fleurs femelles attaquées par *Ustilago Scabiosae* Dimensions en m/m
Diamètre du capitule	2,5 à 3	3,5
Longueur des fleurs périphériques	10 à 13	15 à 16
Indice zygomorphique (fleurs périphériques) (1)	4	4
Longueurs des fleurs centrales	5 à 6	8
Anthères : longueur	3/4 à 1	2,5
Anthères : largeur	fraction de mm.	1,5
Filet : longueur	1	6
Style : longueur (fleurs périphériques)	13 à 14	15
— — (fleurs centrales)	10 à 11	13
Diamètre de l'entrée de la gorge de la corolle : fleurs centrales	1,5	3
Diamètre de l'entrée de la gorge de la corolle : fleurs périphériques	3	4
Etat des anthères	pas d'assise mécanique	présence d'assise mécanique
Couleur	bleu franc	bleu mat

(1) Par *indice zygomorphique*, nous entendons la distance, exprimée en millimètres, qui sépare l'extrémité du pétale antérieur de l'extrémité du lobe postérieur de la corolle, ces 2 pièces étant appliquées l'une sur l'autre.

De cette étude des deux catégories de capitules d'un même pied femelle, les uns parasités, les autres non parasités, il résulte que l'action du parasite se manifeste dans une modification des dimensions de l'appareil floral : les fleurs malades étant plus longues et plus larges que les fleurs saines, ce qui influe corrélativement sur le diamètre des capitules. Le degré de zygomorphisme n'est pas changé. — L'action la

plus importante est celle qui concerne l'appareil mâle : les étamines avortées et vides des fleurs femelles ont subi un accroissement intéressant à la fois le filet et l'anthère. Les filets peuvent s'accroître de 1 mm. à 6 mm., et présentent, comme ceux des fleurs hermaphrodites, une courbure en crosse dans le bouton floral. Les étamines, au lieu d'être insertes, deviennent exsertes; au lieu d'être privées d'assise mécanique et indéhiscentes, la paroi développe une assise mécanique. — Les styles sont également plus longs : fait en rapport avec l'accroissement des dimensions de tous les autres éléments. L'appareil femelle reste intact et se développe en fruit, dans les mêmes conditions que celui des fleurs non attaquées.

Que l'envahissement d'une fleur par un champignon, ait pour conséquence la stérilité de l'un ou de l'autre, ou des deux appareils sexuels à la fois, autrement dit qu'il y ait *castration parasitaire* suivant l'expression de Giard (1889, **57**, p. 153), c'est là un phénomène qui s'observe couramment. En conséquence, nous ne nous arrêterons pas plus longtemps au fait qu'une fleur hermaphrodite de *Knautia arvensis* parasitée par *Ustilago Scabiosae*, est rendue unisexuée femelle pas castration de l'appareil mâle. Ce qui est plus surprenant, c'est que le champignon établi dans l'androcée avorté d'une fleur femelle de *Knautia arvensis*, produise le développement de cet appareil : fait d'autant plus remarquable qu'aucune des tentatives expérimentales de M. Correns (1905, **27**, p. 454), ayant pour but la transformation d'un pied définitivement femelle de *Satureia hortensis* en pied hermaphrodite, n'a abouti.

Cette observation qui, à notre connaissance, est nouvelle pour *Knautia arvensis*, a été faite antérieurement sur des espèces appartenant à d'autres familles. Ainsi, en 1847 déjà, Tulasne dit, dans son travail sur les Ustilaginées et les Urédinées (p. 24) : « *Un (parasite) des plus curieux* (Ustilago antherarum), *est celui qui se substitue au pollen dans les anthères de quelques Caryophyllées ; nous avons pu l'étudier l'été dernier dans* Lychnis dioica *et* L. Flos Cuculi, *depuis ses premiers commencements jusqu'à sa maturité.* » — Chez *L. dioica*, l'auteur observa des pieds hermaphrodites ayant tous les caractères de pieds femelles.

MM. Giard et Magnin (1889, **57**, p. 152) font remarquer que *Ustilago antherarum*, parasite de *Lychnis dioica* L., produit des effets différents suivant le sexe de la plante : chez les pieds mâles, il ne cause qu'une légère déformation des anthères et le remplacement du pollen par les spores de l'*Ustilago*. Chez les pieds femelles, *il provoque dans la fleur l'apparition des étamines*, seul organe où il puisse développer ses corps reproducteurs. Ce même parasite est également signalé par eux chez d'autres Caryophyllacées telles : *Silene inflata* Sm., *Stellaria Holostea* L.

M. Molliard (1895, **103**, p. 126) connaissant les travaux de Giard et Magnin, chercha à déterminer pour *L. dioica* attaqué par *Ustilago antherarum*, de quelle façon les spores remplacent les cellules sexuelles. « *Le mycélium*, dit-il, *pénètre à l'intérieur du sac pollinique alors que celui-ci contient les cellules-mères des grains de pollen ; il isole au centre le massif de ces cellules-mères, se développe abondamment, et forme des spores entre elles et les cellules de la paroi du sac pollinique ; il digère les cellules nourricières et, de place en place, certaines des cellules constituent l'assise mécanique.* »

Strasburger (1900, **133**) étudiant l'action du champignon sur les fleurs femelles de *Melandrium*, accorde à ce dernier une action double. D'abord, sans léser les cellules, il provoque des processus constructifs transformant les staminodes en étamines. Ce n'est qu'à un moment donné du développement, peut-être à la suite d'une nutri-

tion plus intense, que le champignon devient virulent, qu'il tue et dévore le contenu des anthères. Il est facile de comprendre qu'il se limite, dans cette action destructrice, aux cellules-mères du pollen et aux tissus avoisinants correspondant à ceux qui sont destinés à servir de nourriture au pollen en voie de maturation. — En cela, STRASBURGER est en contradiction avec VUILLEMIN (1891, **150**). Ce dernier auteur admet que le champignon ne produit que l'hypertrophie des rudiments d'anthères des fleurs femelles; alors que l'auteur allemand dit qu'il produit des étamines normales dont les cellules-mères pourraient se diviser, donner des grains de pollen, si la destruction du pollen pouvait être retardée.

Le développement de l'anthère dans les fleurs femelles, sous l'action d'un champignon qui y développera ses spores, a également été vu chez d'autres espèces. Ainsi MAGNIN (1892, **96**, p. 67) remarque que, sous l'action de l'*Ustillago Vaillantii*, les étamines rudimentaires des fleurs stériles du *Muscari comosum* se développent. — ROZE (1888, **118**, p. 277) trouve parmi les échantillons de *Carex praecox* JAQ. cueillis le 20 mai 1887 aux environs de Paris, un seul pied qui présentait, avec l'épi mâle, un épi femelle sain. En examinant l'épi mâle, l'auteur y aperçut six utricules parasités par *Ustilago* Caricis FUCKEL (= *U. urceolorum* TUL.) à spores libres, noirâtres et finement granuleuses. Ce parasite aurait donc provoqué l'apparition de l'organe femelle dans un épi unisexué mâle.

En résumé, dans l'action de *Ustilago Scabiosae* sur *Knautia arvensis*, il y a donc deux cas à distinguer, suivant que le champignon attaque des fleurs hermaphrodites ou des fleurs femelles. Dans le premier cas, il y a stérilisation de l'appareil sexuel mâle. Les anthères, à la place de grains de pollen, renferment les spores de l'Ustilaginée : éléments qui ne peuvent se développer que là. Il y a donc bien, suivant l'expression de GIARD « *castration parasitaire* ». — Dans le deuxième cas (fleurs femelles), ce besoin impérieux du champignon d'avoir à sa disposition une anthère pour y mûrir ses spores, se fait sentir avec le maximum d'intensité : en effet, s'il ne rencontre pas d'anthères, il provoque leur formation : phénomène qu'on n'a jamais pu obtenir par voie expérimentale en opérant sur des pieds femelles de plantes gynodioïques. A la suite de l'excitation morphogénétique de l'Ustilaginée, il y a eu production d'un organe, entièrement semblable aux étamines attaquées des fleurs hermaphrodites, qui ne servira désormais que les fins du champignon.

Ce phénomène conduisant à la production de tels organes servant à abriter le parasite, rappelle les processus galligènes. On serait donc là, et dans les deux cas considérés, en présence d'*étamines-galles*. — L'appareil sexuel femelle n'étant en aucun cas stérilisé (le pourcentage de fertilité des akènes est sensiblement le même que celui fourni par des akènes provenant de capitules sains), une des conséquences de ce parasitisme est la création d'individus unisexués femelles. Mais ces individus ne peuvent en aucune manière être comparés. notamment quant à la descendance, aux individus unisexués femelles représentant le terme ultime d'une évolution sexuelle par mutations.

Les Mycocécidies à Péronosporacées.

La seule Péronosporée qui, à notre connaissance, ait été signalée comme parasitant l'appareil floral des Dipsacacées, est le *Peronospora violacea* BERK. En effet, cet Oomycète a été observé dans les capitules de *Dipsacus pilosus*, *Knautia arvensis*,

Scabiosa Columbaria et *Succisa pratensis*. Nous passerons en revue les espèces que nous avons nous-même trouvées parasitées, en décrivant les déformations subies par l'appareil floral, et surtout en mentionnant les répercussions de cette association parasitaire sur les organes sexuels. Les espèces que nous avons trouvées parasitées par *Peronospora violacea* sont : *Dipsacus pilosus* et *Knautia arvensis*.

Dipsacus pilosus. — Le premier auteur qui, à notre connaissance, a vu cette espèce parasitée par *Peronospora violacea*, est SCHROETER (1874, **125**, p. 177). C'est au cours de l'été 1872 qu'il trouva, aux environs de Rastatt, des individus de *D. pilosus* parasités par ce champignon. Nous-même avons rencontré au mois de juillet 1934, dans un bois humide des environs de Sélestat (Bas-Rhin), des pieds de *Dipsacus pilosus* atteints par le même agent d'infection. A ce moment, nous n'avions pas connaissance de la publication de SCHROETER et ce n'est que plus tard, en septembre 1935, que nous remarquions qu'il y avait coïncidence entre nos observations de l'été 1934 et celles de l'auteur allemand. En effet, ce qui, lors de notre première visite de la station a aussitôt fixé notre attention, c'est que, parmi les capitules normaux s'épanouissant par zones successives, il y en avait d'autres dont toutes les fleurs, d'un blanc nacré, étaient épanouies toutes en même temps (*fig.* 147) : phénomène qui ne se rencontre jamais dans les conditions habituelles. De plus, aucune des fleurs de ces capitules singuliers ne tombait après le délai normal qui est de deux à trois jours : toutes les corolles persistaient à la surface du capitule, en devenant brunes et ridées, jusqu'à désorganisation complète du tissu corollin. Aucun de ces capitules n'a donné des akènes constitués normalement. Le plus souvent, les carpelles n'ont pas dépassé les dimensions de l'ovaire adulte. Nous avons remarqué, en outre, que tous les capitules d'un même pied étaient parasités ou que l'attaque d'un individu était seulement partielle. Le plus souvent les pieds parasités intégralement étaient de dimensions plus réduites. L'examen des capitules pris séparément montre que, là aussi, l'attaque peut être intégrale, c'est-à-dire s'étendre à l'ensemble des fleurs du capitule (cas le plus fréquent), ou bien n'être que partielle, c'est-à-dire n'intéresser qu'une partie des fleurs du capitule. Ce dernier cas est plus rare. En effet, nous n'avons pas trouvé souvent des capitules montrant des fleurs intactes parmi d'autres fleurs attaquées.

FIG. 147. — *Dipsacus pilosus*. Morphologie d'un capitule parasité par *Peronospora violacea*. — Gr. : 3.

Une autre particularité de ces pieds attaqués est que leur floraison est plus précoce que celle des pieds non parasités. Ainsi, à la fin du mois de juin 1936, un individu malade de *Dipsacus pilosus*, observé au Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, épanouissait ses capitules, alors que les capitules sains des autres pieds ne s'ouvraient que vers la fin du mois de juillet. — De même, le 20 juillet de la même année, la station de Sélestat ne montrait, à cette date, que des pieds malades en fleurs.

Les modifications produites par le champignon affectent, selon M. MOLLIARD, le calice, la corolle et les organes sexuels. Nous avons remarqué, en outre, que les pédoncules floraux présentaient des courbures anormales. Nous résumerons ici les transformations que subissent les trois derniers verticilles floraux : corolle, androcée et gynécée.

Corolle. — Les fleurs attaquées sont d'une zygomorphie moins accentuée; la corolle est moins évasée. A la surface de cette dernière nous avons remarqué, comme SCHROETER et M. MOLLIARD, la présence de conidiophores. Comme l'a remarqué SCHROETER, les conidiophores percent la surface corolline à la limite des deux cellules, et non au niveau d'un stomate comme d'autres Péronosporées (*Phytophtora infestans*). La ramification débute à 1/4 de millimètre après la sortie du tissu; elle est cinq ou sept fois dichotome. Les conidies mûres sont oviformes, amincies du côté du point d'insertion. Elles sont arrondies du côté de l'extrémité libre; leur membrane est d'un brun-violet foncé. — Dans les tissus mêmes de la corolle, et cela sur des fleurs cueillies vers la mi-juillet, nous avons remarqué de très nombreuses oospores, colorées en brun; nous avons vu que ces oospores étaient plus abondantes dans la région basale du tube corollin que dans la région supérieure.

Etamines. — Les étamines subissent une réduction qui les fait ressembler, à s'y méprendre, aux étamines avortées des espèces gynodimorphes. Aussi, à un moment donné (1934, **76** *bis*, p. 1239), avons-nous placé cette espèce parmi les Dipsacacées gynodimorphes.

L'étude de ces étamines avortées sous l'action du champignon a été faite par M. MOLLIARD (**103**, p. 76-79). L'attaque se traduit par une diminution de la longueur du filet et de l'anthère. Ces anthères, de dorsifixes qu'elles sont à l'état normal, deviennent basifixes. Toute une série de termes de transition peuvent exister entre étamines normales et étamines les plus atrophiées. En coupe, les anthères les plus fortement réduites offrent la forme d'un croissant; l'assise correspondant à l'assise mécanique ne révèle pas d'épaississements lignifiés, ce qui rend la déhiscence impossible. Dans la cavité du sac, on aperçoit le massif cellulaire qui était destiné à donner les grains de pollen et l'assise nourricière. Cet ensemble se présente sous la forme « *d'une masse homogène, formée de cellules sans parois, se colorant fortement par le carmin et reconnaissables seulement aux noyaux à contours vagues* ». Le mycélium n'a jamais été observé à l'intérieur des sacs. Ici, comme dans l'état de réduction des grains de pollen, comme dans celui des étamines, tous les termes de transition existent entre les sacs normaux et les sacs profondément attaqués.

Pistil. — En ce qui concerne le pistil, nous avons mentionné plus haut que les fleurs attaquées n'ont jamais donné naissance à des akènes constitués normalement. Le gynécée, comme l'androcée, semble donc être frappé de stérilité. C'est encore M. MOLLIARD qui a étudié, au point de vue histologique, le sort du sac embryonnaire des fleurs attaquées. Le savant français a pu constater que le sac des fleurs malades peut évoluer de plusieurs façons : *a*) Le sac perd son contour régulier, se vide en quelque sorte avant que la cellule-mère ait eu le temps de se diviser : « *l'assise interne du nucelle* »; que nous avons reconnu depuis appartenir à l'épiderme interne du tégument ovulaire, se différencie en assise digestive. La digestion des cellules du tégument commence alors que le sac est vide, et qu'il n'y a aucunement formation d'embryon et d'albumen. — *b*) Le sac arrive au stade normal octonucléé et « *les choses en restent là* »; il n'y a pas de fécondation. — *c*) L'embryon et l'albumen peuvent commencer à se développer; la graine pouvant même acquérir sa constitution normale.

Pas plus que dans le sac pollinique, le mycélium du champignon n'a jamais été observé dans l'ovule.

Donc, si l'appareil mâle est généralement frappé de stérilité par le parasite, il

n'en est pas toujours de même pour l'appareil sexuel femelle qui, malgré le parasitisme, peut aller jusqu'à produire des akènes normaux. Dans ce dernier cas, il y a donc para-gynodimorphisme.

Dans le cas du parasitisme de la fleur de *Dipsacus pilosus* par *Peronospora violacea*, nous sommes donc amené à constater une véritable castration parasitaire à distance, qui affecte quelquefois les deux sexes. Morphologiquement, la castration de l'organe mâle tombe aussitôt sous le sens. La stérilisation de l'organe femelle, moins facile à constater morphologiquement au moment de la floraison, se révèle par l'absence d'akènes normaux.

Knautia arvensis. — SCHROETER (1874, **125**), au moment où il publiait ses observations sur l'attaque des fleurs de *Dipsacus pilosus* par *Peronospora violacea* BERK., rapprochait ce phénomène de ce qui se passe chez *Knautia arvensis* parasité par ce même champignon. — BERKELEY (1860, **6**, p. 349) parlait déjà de cette attaque. — M. MOLLIARD (1895, **103**, p. 80-86) trouva des individus parasités par *Peronospora violacea* BERK., à Presles (Seine-et-Oise), à Perros (Côtes-du-Nord) et à Moussey (Marne). Nous-même avons trouvé fréquemment des individus infectés au cours de nos recherches dans diverses localités du Bas-Rhin, du Haut-Rhin et des environs immédiats de Nancy. — L'étude de 1.154 pieds faite le 1er juin 1936, révéla la présence de six individus parasités, soit une proportion de 0,52%. L'examen d'un très grand nombre d'individus nous a souvent conduit à constater l'absence complète de pieds parasités dans un pré donné.

FIG. 148. — *Knautia arvensis.*
Morphologie d'un capitule parasité par *Peronospora violacea.* — Gr. : Grand. nat.

Les capitules attaqués (*fig.* 148) se distinguent à première vue des capitules sains, par leur forme globuleuse et leur coloration plus uniforme, par la présence de rudiments d'étamines et de styles. C'est M. MOLLIARD (*loc. cit.*) qui a donné la description la plus complète de ces capitules malades.

Ce qui frappe dans une inflorescence attaquée, c'est que toutes les fleurs ressemblent à celles de la périphérie : elles prennent toutes un aspect rayonnant; les corolles sont plus évasées, les pétales devenant très grands. Très souvent, nous avons pu remarquer la présence de ponctuations noires localisées à l'extrémité libre des pétales (*fig.* 148). Mais toutes les inflorescences attaquées ne montrent pas des corolles à déformations aussi prononcées. C'est ce que M. MOLLIARD avait déjà remarqué (p. 81) à son tour : « *Les fleurs attaquées sont modifiées à divers degrés, suivant le plus ou moins grand développement du parasite dans leurs tissus. Les inflorescences de certaines plantes attaquées, chez lesquelles on ne rencontre que difficilement quelques conidiophores, ont à peu près l'aspect normal.* »

RÉPERCUSSION SUR LA SEXUALITÉ

Étamines. — Comme nous l'avons déjà fait remarquer plus haut, les étamines ne sont pas saillantes comme celles des fleurs normales. Celles que nous avons obser-

vées, présentaient toujours un degré d'avortement très prononcé. M. MOLLIARD, qui a effectué les mensurations de ces organes, trouve une longueur de 1 à 1,5 mm. pour les filets. Les anthères mesuraient 1 mm. de long sur 0,5 mm. de large; alors que les étamines normales ont un filet de 10 mm. de long, une anthère de 2,5 à 3 mm. de long sur 1 mm. de large. Les anthères attaquées sont basifixes, les anthères normales étant médifixes. A l'intérieur des sacs, M. MOLLIARD a vu des cellules-mères arrêtées dans leur évolution. Il n'y a jamais formation de pollen normal. Les stades les plus évolués étaient représentés par des grains de pollen dont la membrane était constituée normalement, mais dont la cavité était privée de protoplasme. Dans certaines anthères l'assise mécanique peut se différencier par places. Le mycélium ne pénètre pas à l'intérieur des sacs.

Pistil. — Nous avons pu constater à plusieurs reprises, au cours des étés 1934, 1935 et 1936, que les pistils fortement attaqués et déformés par *Peronospora violacea* BERK. étaient toujours frappés de stérilité. Cependant, dans certaines inflorescences attaquées, *on peut trouver des fruits bien constitués* (p. 85). Dans le cas des pistils frappés de stérilité, l'ovule, plus réduit, ne remplit pas toute la cavité ovarienne; le sac arrive au stade octo-nucléé et tout s'arrête là. Le parasite n'a jamais été trouvé dans l'ovule.

M. MOLLIARD a rencontré ce même parasite sur d'autres Dipsacacées : *Scabiosa Columbaria* L., à Presles; *Scabiosa succisa* L., à Perros; et ces espèces lui ont présenté des modifications en tous points comparables à celles que subissent les fleurs de *Knautia arvensis*.

Donc l'action de *Peronospora violacea* BERK. sur la sexualité de *Knautia arvensis* se traduit : 1°) par la stérilisation de l'appareil sexuel mâle; 2°) par la stérilisation du pistil qui cependant, dans certains cas, échappe à l'action du parasite. Dans ce dernier cas, nous sommes donc en présence de pieds normaux hermaphrodites et de pieds femelles; autrement dit il y a para-gynodimorphisme par castration parasitaire.

Les Mycocécidies à Tuberculariacées.

C'est en 1874 que SCHROETER (*loc. cit.*, p. 180) observa sur des corolles de *Succisa pratensis* L., de petites pustules rouge-brique dues à *Fusisporium Succisae* SCHR. — Les fleurs restent fermées et se dessèchent à la surface du capitule. Il n'y a pas formation de fruits. — Nous avons observé des capitules dont les fleurs présentaient les mêmes particularités pathologiques, et cela sur des pieds vivant dans des prairies humides entre Molsheim et Altdorf. — Nous n'avons pas poussé plus à fond l'étude de cette anomalie, parce que M. LEMESLE (1935, **91**) a fait l'analyse complète de ce cas. Nous résumons ses observations : Le parasite provoquant ces pustules rouge-brique est le *Fusarium monoliniforme* SH. *v. anthophilum* (A. BR.) WR. — Les inflorescences attaquées sont caractérisées par la cléistogamie des corolles et par leur décoloration. Cependant, dans la même inflorescence, on peut également rencontrer des fleurons à corolle décolorée mais ouverte. De plus, certaines inflorescences attaquées comportent des corolles restées bleues. Aussi, l'auteur étudie-t-il successivement : 1°) les fleurons cléistogames; 2°) les fleurons à corolles ouvertes; 3°) les inflorescences à corolles non décolorées.

Fleurons cléistogames. — L'attaque de ces fleurs ne suspend pas le développe-

ment des appareils sexuels; l'anthère est munie d'une assise mécanique constituée normalement. L'auteur rapporte que le mycélium se rencontre dans l'espace compris entre l'involucelle et la paroi ovarienne, à l'intérieur de la corolle cléistogame, à la surface du style, du stigmate et des anthères, ainsi qu'à l'intérieur de la cavité ovarienne.

Action sur les appareils de la reproduction. — Dans ces fleurs cléistogames, la fécondation, ainsi que le développement de l'embryon, sont extrêmement rares. « *Le plus souvent,* dit l'auteur, *le sac embryonnaire se développe et les choses en restent là, aucune fécondation ne se produisant* ». Très souvent, l'auteur a remarqué la présence du parasite à l'intérieur de l'ovule, les hyphes pénétrant par le micropyle.

Fleurons à corolles ouvertes. — Dans cette catégorie de fleurs, l'auteur a observé la présence de pustules sur les anthères. Les filaments mycéliens s'observent dans l'espace situé entre l'involucelle et la paroi carpellaire, à l'intérieur de la corolle, à la surface des étamines, du style et du stigmate, et souvent à l'intérieur de la cavité ovarienne. La fécondation peut se produire quelquefois, mais n'est pas de règle.

Inflorescence à corolles non décolorées. — L'auteur attire l'attention sur l'existence de fleurons d'un bleu intense, mais de taille supérieure à la normale; le plus souvent ces fleurons ne s'épanouissent que faiblement. Dans ce cas aussi, l'auteur a vu des filaments mycéliens à l'intérieur de l'involucelle, dans la corolle, à la surface des étamines, du style et du stigmate, ainsi que dans la cavité ovarienne. Pour cette catégorie, l'auteur n'a jamais remarqué la formation ni d'albumen, ni d'embryon, même aux premiers stades. L'ovule envahi par le champignon subit une castration parasitaire.

Il résulte des travaux de M. Lemesle, que l'action du *Fusarium monoliniforme* Sh. *v. anthophilum* (A. Br.) Wr. se traduit, en ce qui concerne la répercussion sur la sexualité par : 1°) une castration parasitaire directe de l'appareil sexuel femelle; 2°) par un développement des étamines dont les sacs polliniques renferment de nombreux grains de pollen.

Dans ce cas d'attaque parasitaire, l'appareil sexuel mâle restant fertile, l'appareil sexuel femelle devenant ordinairement stérile, nous sommes donc en présence d'un cas de para-androdimorphisme par castration parasitaire.

C) L'androcée peut avorter pour des raisons d'ordre nutritif

(Voir page 63).

D) La stérilité des appareils sexuels : conséquence de causes non déterminées

Dipsacus silvestris. — Vers le milieu du mois de septembre 1934, nous avons vu apparaître, sur un pied de *Dipsacus silvestris*, au Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, plusieurs rameaux latéraux portant des capitules qui différaient considérablement des capitules normaux. Au lieu d'être de forme cylindro-ovoïde, ils étaient sub-globuleux ou souvent nettement globuleux et, en tout cas, de taille beaucoup plus réduite que les capitules normaux. — La question de forme mise à part, ces capitules fixaient l'attention par ce fait que toutes les fleurs étaient épa-

nouies à un même moment : phénomène que l'on n'observe jamais sur les capitules normaux, où l'on voit l'épanouissement des fleurs se faire par ondes successives à partir d'une zone annulaire médiane de sorte que, suivant le moment, on peut distinguer : soit des fleurs épanouies et des fleurs en bouton; soit des fleurs en bouton, des fleurs épanouies et des akènes en évolution. Ces capitules singuliers de *Dipsacus silvestris* ont été également observés par nous, mi-septembre 1935, sur un pied de *Dipsacus silvestris* vivant sur le bord d'un chemin allant de Molsheim à Altdorf. Ce capitule (*fig.* 149), dont l'axe réceptaculaire ne mesurait que 3,5 cm., était de taille inférieure à celle des capitules normaux (6-7 cm.). Par sa forme ovoïde, il se rapprochait beaucoup plus des capitules ordinaires que ceux que nous avions observés en septembre 1934. Mais ce qui nous engageait à rapprocher ces deux sortes de capitules observés à intervalle d'une année, c'est que le dernier observé avait, lui aussi, toutes ses fleurs épanouies simultanément. De plus, l'examen macroscopique des fleurs montrait une réduction du tube corollin, et aussi une réduction très considérable des étamines. Le style, surmonté d'un stigmate le plus souvent bifide, dépassait le niveau de la corolle. Les pétales, au lieu d'être étalés, étaient légèrement recourbés vers l'intérieur. Un examen plus approfondi des fleurs des capitules sub-globuleux du mois de septembre 1934 a eu pour but : 1°) de comparer ces fleurs aux fleurs normales, au point de vue de la dimension et de l'état des différents organes; 2°) de rechercher l'agent pathogène susceptible de produire ces transformations.

FIG. 149. — *Dipsacus silvestris.* Morphologie d'un capitule d'arrière-saison, à étamines avortées. — Gr. : Grand. nat.

Tableau comparatif des dimensions des divers éléments des deux sortes de fleurs de Dipsacus silvestris. (Dimensions en millimètres),

	Fleurs normales	Fleurs anormales
Longueur	12 à 13,5	10 à 11
Indice de zygomorphisme	1 à 1,5	1
Longueur du style	13 à 14	12 à 13
Largeur maxima de la fleur	3	2
Etamines : anthère (longueur)	2	1 à 1,5
Etamines : — (largeur)	1	0,5
Etamines : filet (longueur)	5 à 6	1 à 1,5

Ce tableau nous apprend que, si les fleurs anormales sont de dimensions légèrement réduites par rapport aux fleurs normales, la différence de dimensions est très appréciable en ce qui concerne les étamines. Ces organes, médifixes comme sur les capitules ordinaires, sont de tailles plus réduites. Les akènes fournis par ces capitules sont fertiles, mais le pourcentage de fertilité est plus faible que celui des akènes provenant de capitules normaux (p. 95) qui est d'environ 85 à 90%. De tels akènes cueillis en 1934, et semés en 1935, ont donné en 1936 des pieds portant des *capitules et des fleurs constitués normalement.*

Recherche de l'agent pathogène. — Des corolles provenant des capitules cueillis en septembre 1934, ont été coupées suivant une des génératrices, étalées et examinées entre lame et lamelle. Un traitement semblable a été appliqué à des fleurs en bouton au voisinage de l'épanouissement. En aucun cas, nous n'avons pu observer un mycélium ou des spores à la surface de la corolle, comme c'était le cas pour *Dipsacus pilosus* ou *Knautia arvensis* attaqués par des champignons inférieurs (*Peronospora* et *Ustilago*). — Mais, si nous n'avons vu aucun agent pathogène dans la partie de l'appareil floral dépourvue de chlorophylle, cela ne veut pas dire qu'il faut exclure d'emblée toute cause parasitaire. — On sait, en effet, que l'action des parasites peut se faire sentir à distance. Ainsi, nous avons remarqué (p. 171) que lors de l'attaque des fleurs de *Knautia arvensis* par *Peronospora violacea*, le pollen avorte alors que le mycélium parasite ne pénètre jamais à l'intérieur des sacs polliniques (Molliard, 1895, **103**, p. 84). — Schroeter (*loc. cit.*, p. 181) rapporte que *Peronospora Dipsaci* Tulasne, qui n'avait été signalé que sur les feuilles radicales de *Dipsacus silvestris* Mill., a été observé par lui sur les tiges, les feuilles supérieures, ainsi que sur les inflorescences de cette plante. La partie dorsale des feuilles, dit-il, était recouverte de plages qui, au début, étaient d'un blanc laiteux et plus tard d'un brun violet. Les inflorescences malades sont reconnaissables de loin; elles restent petites et sont comme saupoudrées d'une poussière blanche. Les bractées florales ainsi que les bractées de l'involucre, souvent enduites de grandes plages mycéliennes, sont enrayées dans leur croissance, déformées, comportent des taches brunes et sont cassantes. L'auteur fait remarquer qu'il n'a jamais trouvé le champignon à l'intérieur des fleurs. — A ceci, nous pouvons ajouter que nous n'avons jamais remarqué, durant toute l'année, cette poussière blanche, ni sur les feuilles, ni sur les bractées des inflorescences.

Les capitules de *Dipsacus silvestris* dont nous venons de parler, montrent donc un appareil sexuel mâle fortement atteint, alors que l'appareil femelle reste fonctionnel. Comme cette anomalie n'est pas héréditaire, et qu'elle ne se montre que sur des pieds ayant porté dans la même année des capitules normaux, nous sommes là en face d'un cas de para-gynomonœcie.

Scabiosa Columbaria. — En septembre 1935, nous avons trouvé aux environs de Strasbourg, un individu de *Scabiosa Columbaria* qui attira l'attention par ce fait que des capitules, à peu près semblables aux normaux, portaient des fleurs de diamètre légèrement réduit, qui ne tombaient pas et persistaient à la surface des capitules en prenant une couleur brune : phénomène qui rappelait ce que nous avions déjà vu sur *Dipsacus pilosus*. — L'étude macroscopique des fleurs montra que les étamines étaient réduites comme celles d'une fleur femelle. Mais le fait capital résí-

dait en ce que le style et le stigmate, au lieu de dépasser les corolles, n'étaient pas visibles et restaient au fond du tube corollin.

A l'examen microscopique, la face interne de la corolle déployée montre des étamines sans grains de pollen, tout à fait semblables à celles des fleurs femelles; le style est d'une couleur brune, souvent sinueux ou légèrement déformé en S. Nous n'avons pas trouvé de mycélium, ni de spores, ni d'oospores, comme dans le cas de *Dipsacus pilosus*. Le pistil de ces fleurs ne se transforme pas en akènes fertiles. Il s'agit donc ici de fleurs neutres par avortement.

L'avortement des deux appareils sexuels est, à notre avis, à rapporter à des causes différentes. — La réduction et la stérilité de l'androcée semblent dues, d'après les caractères morphologiques et histologiques, au gynodimorphisme vrai; la modification concernant le pistil, au contraire, ne semble pas pouvoir s'expliquer par une progression évolutive vers l'unisexualité, qui ne pourrait d'ailleurs aboutir, dans ce cas là, qu'à des fleurs neutres.

Si nous n'avons pas eu l'occasion d'observer cette même altération du pistil sur des individus à androcée fertile, il ne nous paraît pas douteux que cette altération puisse également frapper le gynécée de ces derniers. On serait donc ici en présence d'un cas de para-androdimorphisme.

Des études qui précèdent, il ressort qu'il faut beaucoup de circonspection dans l'interprétation de l'état sexuel d'une espèce. L'affaiblissement ou l'abolition de la valeur fonctionnelle d'un appareil sexuel, pouvant être dû à des causes de natures très diverses, complètement différentes de celles qui provoquent l'évolution de la sexualité de l'état hermaphrodite vers l'état terminal, mâle ou femelle, en passant par les stades intermédiaires.

Nous pensons devoir également parler, ici, de ces étamines particulières que l'on trouve assez souvent dans la région apicale des capitules de *Dipsacus laciniatus*. Ces étamines se différencient des étamines normales, non seulement par leur couleur qui est d'un jaune citron et non rose tendre, mais encore par leurs dimensions : les anthères normales mesurent 2,5 à 3 mm. de long, alors que les anthères jaunâtres ne mesurent que 1 à 1,5 mm. Il est bon de remarquer que la région apicale des capitules de cette espèce est très souvent le siège d'autres anomalies de nature tératologique : torsion des régions supérieures, présence de fleurs à six pétales et six étamines. Mais si ces étamines à anthères jaune-citron se rencontrent assez souvent à la partie supérieure des capitules, il est toutefois très rare de rencontrer des inflorescences dont toutes les zones sont occupées par des fleurs ne contenant que des étamines de cette catégorie. Nous avons cependant observé un semblable capitule, sur un individu vivant sur le talus du Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg. Ce capitule a fait son apparition au milieu de l'époque de floraison. En section transversale, les anthères sont à contours irréguliers. La paroi des sacs polliniques ne comprend pas d'assise mécanique, et, à la place des grains de pollen, on voit un tissu parenchymateux comblant toute la cavité Il y a donc avortement de l'appareil sexuel mâle. Aucune anomalie extérieure n'a pu être constatée en ce qui concerne le pistil. Ici encore, nous aurions affaire à un cas de para-gynomonœcie.

Nous rappelons l'existence de ces capitules rigoureusement femelles, apparus sur des rameaux latéraux en fin de saison, sur des individus hermaphrodites ou gynomo-

noïques de *Knautia sylvatica, K. arvensis, Scabiosa Columbaria, Cephalaria transylvanica,* et dont nous avons déjà parlé plus haut (p. 63). Nous avons émis l'avis que l'état femelle que l'on observe dans ces cas peut être attribué au courant des substances nutritives, déjà moins intense en fin de saison et, avant tout, destiné à pourvoir les akènes en voie de maturation. Ces fleurs et capitules femelles d'origine particulière, qui ne se distinguent en rien morphologiquement des fleurs et capitules génotypiquement femelles, sont donc probablement engendrées par un phénomène de nature toute différente.

Aperçu général. — Nous venons de passer en revue une série de végétaux présentant un amoindrissement, ou même l'annulation de la valeur fonctionnelle de leurs organes de reproduction. La question soulevée est de savoir comment on peut arriver à la discrimination entre les formes appartenant au gynodimorphisme vrai et celles qui, tout en se présentant sous le même aspect (coexistence de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles pour une même espèce) sont cependant d'une nature essentiellement différente. Une question tout à fait semblable se pose, à propos des espèces para-androdimorphes.

Remarquons tout de suite que cette distinction est le plus souvent aisée, à première vue. Nous avons remarqué (pp. 159, 163) que des fleurs amenées au stade unisexué femelle par la pétaloïdie des étamines, ou par un champignon parasite (*Ustilago* ou *Peronospora*), s'excluent d'emblée d'une série réductionnelle gynodimorphe. A part ces cas très nets, il en est d'autres, litigieux, qui exigent un examen plus approfondi. Ne citons que les cas de *Dipsacus laciniatus,* de *Dipsacus silvestris* ou celui de *Dipsacus pilosus.*

Pour trancher la question, il suffirait d'interroger les cas douteux pour savoir s'ils obéissent aux mêmes lois que les espèces gynodimorphes vraies. En effet, nous verrons, dans un chapitre ultérieur, que les espèces gynodimorphes sont régies par les lois suivantes qui leur sont tout à fait particulières :

1°) Les différentes formes sexuelles obéissent plus ou moins nettement aux *lois de* Correns; à savoir, que chaque forme sexuelle d'une plante gynodioïque se reproduit elle-même exclusivement ou à peu près, et que la tendance phylogénétiquement plus récente (forme unisexuée) est dominante par rapport à la forme ancienne (forme hermaphrodite);

2°) Entre les trois formes sexuelles d'une espèce gynodimorphe, il existe des rapports numériques constants (p. 189);

3°) La fertilité du pistil est plus élevée pour les pieds femelles et les pieds gynomonoïques que pour les pieds hermaphrodites (p. 90);

4°) Il existe une série continue et ininterrompue d'intermédiaires entre la forme hermaphrodite initiale et la forme femelle terminale (particulièrement la curieuse série des gynomonoïques).

En ce qui concerne les cas de para-androdimorphisme cités, on ne peut pas les confondre avec des cas d'androdimorphisme vrai : l'intervention de causes extérieures étant nettement manifeste.

Les espèces gynodimorphes vraies répondent à ces conditions, ou au moins à plusieurs d'entre elles. Mais si nous considérons les cas de para-gynodimorphisme, nous verrons qu'ils ne peuvent satisfaire à ces mêmes exigences. Ainsi, les formes

caractérisées par la pétaloïdie des étamines montrant toute la série continue et ininterrompue des termes de passage entre les étamines normales et les étamines complètement pétaloïdes, n'obéissent pas aux *lois de* CORRENS, mais à celle de MENDEL (CORRENS, 1928, **33**, p. 117). — Les capitules femelles de *Dipsacus silvestris* apparaissant en fin de saison, sont de fertilité faible et ne reproduisent pas des pieds à capitules femelles, mais des pieds hermaphrodites normaux. — Les pistils des fleurs morphologiquement femelles de *Dipsacus pilosus* sont tous stériles ou à peu près.

Par conséquent, à côté d'une évolution complètement indépendante des conditions extérieures, et qui a pour effet d'amener les formes hermaphrodites vers des formes unisexuées stables, nous apercevons des formes, analogues à première vue (coexistence de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles), qui sont la manifestation de causes de nature essentiellement différente de celles qui provoquent « *la progression phylogénétique* » vers l'unisexualité. Nous assistons à des transformations sexuelles se déclarant d'une façon insolite, sous l'action d'agents connus ou non. La production de ces cas semble être régie par les lois du hasard : si tel ou tel individu se trouve être infesté par un champignon, c'est qu'il se trouvait justement sur le passage de l'agent infectieux. — En faisant, dans plusieurs prés, le relevé des populations concernant les formes sexuelles de diverses Dipsacacées, nous avons vu (p. 179) qu'il n'y a aucun rapport entre le nombre total des pieds et le nombre d'individus attaqués : fréquents à un endroit, ils le sont moins à un autre. C'est l'agent extérieur qui semble être le déterminant de leur répartition.

Gynodimorphisme vrai et para-gynodimorphisme sont donc les manifestations de facteurs essentiellement différents. Dans le premier cas, nous avons affaire à une loi générale de progression phylogénétique; dans le deuxième cas, nous sommes en présence de phénomènes d'importance secondaire, sans aucune valeur évolutive.

TROISIÈME PARTIE

Chapitre I

ÉTUDE DE LA RÉPARTITION DANS L'ESPACE DES DIFFÉRENTES FORMES SEXUELLES DE DIPSACACÉES GYNODIMORPHES

Au cours de nos études antérieures (p. 11), nous avons vu que les Dipsacacées gynodimorphes, à condition d'examiner un nombre relativement élevé d'individus, présentent trois catégories de pieds : les pieds hermaphrodites, les pieds gynomonoïques et les pieds femelles. — Nous ne nous sommes pas contenté d'enregistrer ce fait, mais nous l'avons étudié de près, nous efforçant de mettre en lumière son importance au point de vue de l'évolution du sexe chez les végétaux supérieurs. A un moment donné de cette étude (p. 51), nous avons été amené à examiner la sexualité en fonction du temps.

Le chapitre actuel constitue le pendant de ce dernier sujet : nous décrirons le mode de répartition dans l'espace des diverses formes sexuelles, et nous répondrons aux multiples questions que peut susciter ce problème. L'étude bibliographique de la répartition géographique des diverses formes sexuelles d'espèces androdimorphes (p. 14), nous a appris que ces formes ne sont pas réparties uniformément dans l'aire de dispersion de l'espèce. Pour l'espèce androdimorphe *Sium latifolium*, la forme mâle n'est connue qu'aux environs de Halle et la forme hermaphrodite en Hollande seulement. La forme hermaphrodite de *Daucus Carota*, espèce androdimorphe si commune, n'est connue qu'en Flandre et en Hollande. — Les pieds mâles de *Thymus Serpyllum*, espèce gynodimorphe, n'ont été signalés qu'aux environs de Florence par Delpino.

Quel est le comportement des Dipsacacées à cet égard? Les formes sexuelles coexistent-elles dans un endroit donné, ou sont-elles, comme celles des Ombellifères androdimorphes citées, inégalement disséminées sur l'aire de dispersion de l'espèce? On peut également se demander si, entre les formes, il existe des rapports quantitatifs nettement établis et constants; ou si ces rapports sont variables, en fonction de la nature du substratum géologique, pétrographique, de l'exposition du terrain, de l'altitude, du moment de la floraison? Ce rapport varie-t-il, pour un endroit donné, au cours d'une année ou d'une année à l'autre?

Tels sont les problèmes que nous allons tâcher de résoudre dans l'étude ci-dessous. A cet effet, nous avons procédé, pour diverses espèces de Dipsacacées gynodimorphes, à l'établissement de *relevés*. Les espèces envisagées sont celles qui abondent dans notre région : *Knautia arvensis*, *Knautia silvatica*, *Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis*.

Déjà Schulz en 1890 (126), étudiant 219 pieds de *Knautia arvensis*, trouve qu'ils se répartissent en : 74% de pieds hermaphrodites, 5% de pieds gynomonoïques et 21% de pieds femelles.

Raunkiaer (1905, 112, p. 86), étudiant deux lots de *Knautia arvensis* formés respectivement de 1.292 pieds et de 200 pieds, obtient les résultats suivants : premier lot : 85% de pieds hermaphrodites; 3,7% de pieds gynomonoïques; 11% de pieds femelles. — Deuxième lot : 64% de pieds hermaphrodites et 34% de pieds femelles. — Le même auteur examinant 167 pieds de *Succisa pratensis* au même point de vue, arrive aux chiffres suivants : 85,6% de pieds hermaphrodites; 2,4% de pieds gynomonoïques; 9,6% de pieds femelles.

Pour connaître la répartition dans l'espace des diverses formes sexuelles des quatre espèces mentionnées plus haut, et pour établir nos relevés, nous avons choisi : dans les cas de *Knautia arvensis*, *Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis*, des prairies de surfaces variées (100 à 150 mètres de long sur 15 à 20 mètres de large, en moyenne); les bords d'une laie forestière, sur une longueur variable suivant la densité du peuplement, dans le cas de *Knautia silvatica*.

Chaque individu fleuri se trouvant sur ces espaces a été examiné une fois. Nous avons détaché un capitule par pied : le capitule détaché étant tel qu'il représente la sexualité actuelle du pied. L'ensemble de ces capitules ainsi cueillis et dont chacun représente un pied, a été étudié au laboratoire. Des trois sortes de capitules nous avons conclu aux rapports numériques existant entre les trois sortes de pieds. — Ces relevés ont été dressés à différents endroits suffisamment éloignés les uns des autres. Pour les espèces fleurissant longtemps, des relevés ont été établis tout le long de leur époque de floraison. Nous avons également tenu à étudier la même région à un ou deux ans d'intervalle.

De la nature des erreurs expérimentales. — Étant données nos connaissances actuelles sur la sexualité des individus gynodimorphes en fonction du temps (p. 51), nous devons apporter quelque circonspection dans l'interprétation des résultats fournis dans nos relevés. — En effet, le mode d'établissement de nos relevés, tel que nous venons de l'exposer, ne répond pas à une définition précise et rigoureuse de la sexualité des pieds sur lesquels nous opérons : dans nos conditions de travail, une seule détermination était possible. Or, nous savons que pour connaître l'état sexuel réel d'un individu, il faut le suivre, non seulement pendant toute la durée de son époque de floraison, mais de préférence encore d'une année à l'autre. — Comme nous l'avons déjà vu (p. 45) les individus hermaphrodites et les individus femelles maintiennent invariable leur état sexuel, et au cours d'une même époque de floraison, et d'une année à l'autre. Il s'ensuit que si une erreur se glisse dans nos relevés, elle ne peut provenir que d'une détermination inexacte des pieds gynomonoïques : nous savons que ces pieds peuvent se présenter, soit sous une forme rigoureusement femelle, soit rigoureusement hermaphrodite, et qu'à ce moment rien ne permet de soupçonner la sexualité véritable du pied qui se trouve ainsi masquée par un état femelle ou hermaphrodite *transitoire*. — On est donc exposé à l'erreur de ranger parmi les hermaphrodites ou parmi les femelles, des individus gynomonoïques se trouvant, au moment de la détermination, soit au stade hermaphrodite, soit au stade femelle. Il en résulte un déficit pour la catégorie des individus gynomonoïques. — Quoi qu'il en soit de cette

erreur, inévitable dans les conditions où nous avons opéré, elle n'est toutefois pas de taille à ébranler les résultats fournis par nos recherches. La raison en est la suivante : comme nous le verrons plus loin, nous ajoutons avant tout une grande importance aux rapports existant entre les diverses catégories de pieds; or, les rapports des gynomonoïques entre eux et avec les deux autres catégories sont sensiblement constants. En présence de ce fait, il faut donc admettre de deux choses l'une : ou bien l'erreur commise est toujours la même, ou bien cette erreur est telle qu'elle se perd dans la marge des erreurs expérimentales. Nous nous rangeons de préférence à cette dernière opinion.

KNAUTIA ARVENSIS

Quinze relevés, s'échelonnant sur trois années consécutives, vont nous renseigner sur la répartition dans l'espace des trois formes sexuelles de cette espèce. Les endroits où cette étude a été poursuivie sont les suivants : 1°) la colline de Wangen; 2°) la colline de Wasselonne; 3°) la colline de Dorlisheim (dite Rippberg); 4°) les prairies de la rive droite de la Bruche, entre Mutzig et Molsheim, et 5°) les prairies de la Robertsau, aux environs immédiats de Strasbourg.

Ces relevés s'échelonnent sur toute la durée de l'époque de floraison qui, dans le cas de cette espèce, est particulièrement longue (mai-octobre, p. 204). Ces stations, dont quelques-unes sont éloignées d'environ 30 km. l'une de l'autre, répondent également à une différence dans la constitution du sol, dans l'exposition et dans l'altitude. Vu la souplesse de cette espèce, en ce qui concerne les exigences écologiques (pp. 206, 208), différentes stations et associations végétales ont été examinées : prairies, talus, prairies sèches (garides) à *Bromus erectus*. Les résultats de nos investigations sont résumés dans le tableau ci-après :

TABLEAU

Numéros des relevés	Date des récoltes	Région des récoltes	Nature du terrain	Nombre des pieds étudiés	Les trois formes sexuelles en %			IV Somme ♀ + ♀
					I ♀	II (♀♀)	III ♀	
1	24 mai 1934	Colline de Wangen....	Trias : zone de transition entre le calcaire coquillier et le grès bigarré..	998	56,5	8,2	32,9	82,2
2	24 mai 1936	—	—	268	48,1	19,4	32,4	80,5
3	27 mai 1935	—	—	128	15,6	17,9	66,6	82,2
4	28 mai 1935	Prairies entre Mutzig et Molsheim	Alluvions	202	45,4	11,8	44,6	90,–
5	1er juin 1936	Colline de Wangen....	(Voir plus haut).	1649	55,2	10,9	33,8	89,–
6	3 juin 1935	—	—	352	52,9	14,8	32,4	85,3
7	—	Pré voisin du précédent	—	547	53,4	11,1	35,7	89,1
8	5 juin 1935	Prairies entre Mutzig et Molsheim	—	532	64,5	10,5	25,1	89,6
9	6 juin 1934	Environs de Strasbourg: Robertsau	Alluvions	—	59,8	15,–	24,5	84,3
10	7 juin 1935	—	—	288	57,2	10,3	32,6	89,8
11	9 juin 1935	Colline de Wasselonne.	Calc. coquillier.	304	59,5	11,5	28,9	88,4
12	19 août 1935	Bords des prairies entre Mutzig et Molsheim.	Alluvions	175	67,4	7,4	25,1	92,5
13	27 août 1935	Colline de Dorlisheim.	Calc. coquillier.	98	65,3	9,1	25,5	90,8
14	16 sept. 1935	Colline de Wangen ...	(Voir plus haut).	545	71,5	9,7	18,7	90,2
15	22 oct. 1934	—	—	101	67,–	11,–	23,–	90,–

Si nous faisons débuter l'étude de ce tableau par l'examen comparatif des colonnes I et III, traduisant en même temps qu'un pourcentage général, les rapports numériques entre pieds hermaphrodites et pieds femelles d'une région donnée, nous verrons, chose singulière, que le taux des pieds hermaphrodites varie en sens inverse de celui des femelles. En effet, toutes les fois que les valeurs des individus hermaphrodites se meuvent au voisinage de 50 (numéros 1, 5, 6 et 7), celles des pieds femelles se meuvent au voisinage de 30; quand les individus hermaphrodites s'approchent de 60 (59,5% ou 59,8%), ou quand elles atteignent d'emblée 60 (numéros 8, 12, 13 et 15), les valeurs correspondantes des femelles oscillent autour de 25%. Ce fait est encore confirmé par les résultats fournis par le relevé numéro 3. Dans ce cas très particulier, la valeur des pieds hermaphrodites est relativement très faible, 15,6%, par rapport à celle des autres relevés; mais, chose singulière, celle des individus femelles est corrélativement très élevée (66,6%).

Il semble donc qu'il existe, entre ces deux sortes de valeurs, une relation telle que si l'une décroît, l'autre croît. — S'il en est vraiment ainsi, il faut que la somme des deux soit sensiblement constante, quel que soit le relevé considéré. Or, si nous examinons la dernière des colonnes (IV), traduisant la somme : pieds hermaphrodites

+ pieds femelles, nous trouvons des valeurs très rapprochées, oscillant entre des limites très étroites. Si nous voulons tenir compte du fait qu'il s'agit de données de biologie expérimentale, ces données sont superposables.

Un autre fait tout aussi important se dégage de l'étude de la colonne numéro II, traduisant le pourcentage des pieds gynomonoïques. Les valeurs, qui se meuvent entre deux limites assez étroites, oscillent autour de 11, la moyenne de l'ensemble étant d'ailleurs 11,9. Or, si nous étudions les variations qui évoluent à l'intérieur des deux extrêmes : 19,4% et 7,4 %, nous voyons qu'elles ne sont nullement en rapport avec celles des colonnes I et III. — En effet, dans le cas du relevé numéro 9, pour une valeur des pieds hermaphrodites de 59,8%, nous remarquons une valeur de 15% pour les gynomonoïques; or, pour une valeur des individus hermaphrodites près de 4 fois plus faible (numéro 3), nous voyons que celle des pieds gynomonoïques n'a guère changé (17,9%). Ces valeurs des pieds gynomonoïques gravitent le plus souvent autour de 11%, quelles que soient celles des deux autres catégories de pieds. — Ce qui est vrai pour les rapports entre les pieds gynomonoïques et les pieds hermaphrodites est également vrai pour les rapports entre gynomonoïques et femelles, puisque femelles et hermaphrodites sont fonction les uns des autres.

Il y a donc indépendance entre la catégorie des pieds gynomonoïques et les deux autres catégories sexuelles. Les variations, plutôt légères, que l'on observe, se meuvent à l'intérieur de la marge des erreurs expérimentales dont nous avons déjà parlé plus haut.

Si nous revenons en arrière, pour examiner de plus près les variations entre les pieds hermaphrodites et les pieds femelles, notre attention est aussitôt fixée sur le relevé numéro 3, traduisant une valeur très faible des pieds hermaphrodites. Or, ce relevé a été effectué le 27 mai 1935, date à laquelle tous les individus du pré n'étaient pas encore en fleurs; retard que nous attribuons au mauvais temps ayant régné depuis le début du mois. Il faut donc en conclure que la floraison des individus hermaphrodites est en retard sur celle des individus femelles. — Ce phénomène se comprend facilement : les pieds femelles, n'ayant pas à construire un appareil mâle fonctionnel, ont moins d'énergie à dépenser et arrivent donc au terme de leur évolution, avant les autres qui, de plus, sont encore chargés de l'élaboration d'une fleur hermaphrodite protandre. A ce moment, les pieds hermaphrodites semblent en proportion juste suffisante pour polliniser les stigmates des capitules femelles. — Ce phénomène singulier de la prédominance des pieds fleuris femelles sur les pieds fleuris hermaphrodites, au début de la saison, a aussi été vérifié le 11 mai 1936, sur ce pré des environs de Strasbourg qui, à deux reprises : en juin 1934 et en juin 1935, nous a permis de dresser des relevés (numéros 9 et 10). Ce pré ayant porté 288 pieds fleuris en juin 1935 n'en portait que 75 le 11 mai 1936 : les autres pieds présents sur le terrain n'étaient encore qu'à l'état de boutons floraux plus ou moins avancés. Sur ces 75 individus en fleurs à ce moment, nous avons compté : 10 pieds hermaphrodites; 11 pieds gynomonoïques et 54 pieds femelles, ce qui fait : 13,3% pour les pieds hermaphrodites, 14,6% pour les pieds gynomonoïques et 72% pour les pieds femelles.

Donc, à côté de la forte prédominance des pieds femelles sur les pieds hermaphrodites, nous voyons le taux des pieds gynomonoïques toujours semblable à celui des quinze autres relevés effectués en 1934 et en 1935. Il semble donc indépendant de la saison. Ce relevé du 11 mai 1936 vient, de plus, se superposer exactement à celui

effectué le 27 mai 1935, à un endroit complètement différent par la nature du terrain, et distant du premier de 25 à 30 kilomètres.

Des valeurs légèrement différentes des valeurs moyennes sont également fournies par le relevé numéro 4. Il s'agit là d'un état intermédiaire entre les deux cas cités précédemment, et les autres arrivés à l'équilibre. Bien qu'il n'y ait eu qu'une différence de 24 heures entre le relevé de Wangen et celui de Mutzig, le pourcentage des pieds hermaphrodites et des pieds femelles s'est fortement rapproché de la valeur normale : fait qui s'explique par l'état plus avancé des prairies qui, au voisinage de la Bruche sont irriguées, alors que celles de la colline de Wangen ne le sont pas.

Les valeurs que l'on observe en pleine floraison (fin mai ou début de juin, suivant les années), restent constantes jusqu'au déclin de la période de floraison, quelle que soit la localité considérée : ceci ressort de l'étude de la série des différents relevés.

De plus, si on considère un pré donné, un de ceux de la colline de Wangen par exemple, qui a été étudié successivement en 1934, 1935 et 1936 : étude qui correspond aux relevés numéros 1, 6 et 5, on remarque que les valeurs trouvées sont pratiquement les mêmes : 56,5%, 52,9% et 55,2%. — Il en est de même de ce pré des environs de Strasbourg qui a été examiné au début du mois de juin des années 1934 et 1935, et qui a fourni successivement, pour les pieds hermaphrodites, un pourcentage de 59,8 et de 57, 2 (relevés numéros 9 et 10).

Si on examine de plus près les relevés numéros 12, 13, 14 et 15, effectués aux mois d'août, septembre et octobre, on voit que les nombres exprimant le pourcentage des pieds hermaphrodites sont légèrement supérieurs à ceux fournis aux mois de mai et de juin. En effet, la moyenne de ces derniers est de 55,2% (numéro 3 exclu), alors que celle des premiers est de 67,8%. Quelle que soit l'importance de cette différence, les rapports des trois nombres d'un relevé entre eux sont les mêmes qu'auparavant : ce que nous avons déjà constaté plus haut.

La différence que nous venons de mettre en évidence, entre les relevés des numéros 1 à 11 d'une part, et ceux des numéros 12 à 15 d'autre part, est-elle la manifestation d'un phénomène biologique essentiel? — Nous verrons plus loin (p. 204) que, chez *Knautia arvensis*, il convient de distinguer deux catégories de pieds : les uns à floraison et fructification précoces (mai-juin), les autres à floraison et fructification tardives (juillet-octobre). Il semble donc que ces derniers se distinguent des premiers par une proportion plus élevée des pieds hermaphrodites et, la relation précédemment citée jouant, par une proportion plus faible des pieds femelles; celles des pieds gynomonoïques ne subissent pas de variation sensible.

Nous faisons également remarquer qu'à partir du mois d'août, les pieds à floraison tardive, qui faisaient le plus souvent défaut dans les prairies, étaient ceux des talus bordant les prés et les chemins (p. 204).

Somme toute, les résultats qui se dégagent de cette étude de la répartition dans l'espace des trois formes sexuelles de la scabieuse des champs, sont les suivants :

Les trois sortes de pieds de *Knautia arvensis* sont entre eux dans des rapports qui se maintiennent constants pendant toute une période de floraison, et cela quelle que soit la nature géologique ou la situation géographique de la station.

Une station donnée, examinée pendant plusieurs années consécutives, donne toujours les mêmes résultats. — Au début d'une époque de floraison, la prédominance des pieds femelles fournit des résultats, en apparence, divergents.

Les pieds à floraison estivale semblent caractérisés par une proportion plus élevée des individus hermaphrodites. — Mais dans tous les cas, on observe une relation étroite entre pieds hermaphrodites et pieds femelles, et une constance nette de la catégorie des pieds gynomonoïques.

KNAUTIA SILVATICA

Cette espèce se distingue de la précédente par ce fait qu'étant sciaphile, on ne la trouve pas dans les prairies ou sur les bords des chemins trop ensoleillés. Cette plante, avec ses grandes feuilles entières le plus souvent glabres, voit ses exigences écologiques satisfaites dans la demi-ombre des chemins et laies forestiers. Ces endroits connaissent parfois des peuplements très touffus. Pour établir nos relevés, nous nous sommes adressé à des localités où la densité du peuplement était telle, que l'on pouvait distinguer facilement ce qui revenait aux différents pieds : chose essentielle pour le but que nous nous proposions. Dans le cas de cette espèce, comme pour l'espèce précédente, nous avons examiné d'abord, sommairement, l'ensemble des capitules d'un pied pour savoir à quelle catégorie sexuelle il appartenait. Ensuite, nous en détachions un capitule caractéristique qui, ultérieurement, était soumis à un examen approfondi, au cours duquel chaque fleur du capitule était examinée séparément. — Ces relevés ont été dressés aux mois d'août et de septembre 1935, à quatre endroits différents. Les résultats de ces recherches sont résumés dans le tableau ci-dessous :

Numéros des relevés	Date des récoltes	Région des récoltes	Nature du terrain	Nombre des pieds étudiés	Les trois formes sexuelles en %			IV Somme ♀ + ♀
					I ♀	II (♀ ♀)	III ♀	
1	20 août 1935	Vallon Muhlbach-Bachmatt. (Vallée de la Bruche).	Schistes dévoniens	298	87,2	8,–	4,6	91,8
2	21 août 1935	Chemins forestiers voisins du Falkenstein (Vallée de la Bruche).	Granite du Champ du Feu.	305	78,3	9,8	11,8	90,1
3	21 août 1935	Vallon de Schwarzbach (Vallée de la Bruche).	Schistes dévoniens	96	73,9	12,5	13,5	81,4
4	2 sept. 1935	Jura alsacien (Région de Ferrette).....	Calcaires jurassiques	745	70,8	19,8	9,2	80,–

Nous voyons que, pour deux régions distantes l'une de l'autre d'environ 150 kilomètres, et dont le substratum géologique est complètement différent (vallée de la Bruche et région de Ferrette), nous obtenons des valeurs qui sont du même ordre

de grandeur. En effet, pour les quatre localités envisagées dont les trois premières sont très voisines, c'est le taux des pieds hermaphrodites qui domine de beaucoup celui des deux autres catégories. — Ce qui est frappant, et ce qui distingue aussitôt *Knautia silvatica* de *Knautia arvensis*, c'est le taux relativement élevé des pieds hermaphrodites par rapport aux pieds femelles. Ainsi, chez la scabieuse des forêts, la moyenne des pourcentages des pieds hermaphrodites est 77,5%, celle des pieds femelles 9,7%., Dans le cas de la scabieuse des champs, les valeurs moyennes correspondantes sont de 55,2% pour les pieds hermaphrodites et de 32,2% pour les pieds femelles. — Ce résultat rappelle dans une certaine mesure l'observation de KIRCHNER (1888, **82**) d'après laquelle les pieds femelles sont très rares chez *Knautia silvatica*. — Si nous considérons la colonne des pieds gynomonoïques, nous voyons que la moyenne des valeurs obtenues est de 12,5%; alors que chez *Knautia arvensis* la valeur homologue est de 11,9% : donc valeurs entièrement superposables.

La dernière colonne, comprenant la somme des pourcentages des pieds hermaphrodites et des pieds femelles, montre des résultats oscillant entre 80% et 90% : oscillation qui est du même ordre de grandeur que celle fournie dans le cas de *Knautia arvensis*, et qui, par conséquent, ne peut que traduire le même phénomène biologique, à savoir : que la proportion des pieds hermaphrodites et celle des pieds femelles varient en sens inverse l'une de l'autre. En effet, si nous considérons de plus près les valeurs de la colonne des pieds hermaphrodites du tableau ci-dessus, nous verrons que les valeurs diminuent du relevé numéro 1 au relevé numéro 4. Si les rapports numériques entre ces deux catégories de pieds sont corrélatifs, il faut donc que les valeurs fournies par les pieds femelles aillent en augmentant du relevé numéro 1 au relevé numéro 4. — Les résultats de l'expérience cadrent avec nos vues : sauf pour le dernier relevé, où le taux des pieds femelles est trop bas.

En résumé, *Knautia silvatica* se distingue par un pourcentage relativement très élevé (par rapport à *Knautia arvensis*) des pieds hermaphrodites et, corrélativement, par un pourcentage très bas des pieds femelles. — Le taux des individus gynomonoïques est identique à ce qu'il était chez *Knautia arvensis*.

SCABIOSA COLUMBARIA

Les terrains qui nous ont permis d'étudier la répartition dans l'espace des 3 formes sexuelles de cette scabieuse, étaient, soit des prairies sèches à soubassement grèseux, comme on les rencontre parfois (p. 208) : bords de la Bruche entre Mutzig et Molsheim, soit des stations franchement xérophiles appartenant aux « garides » à *Bromus erectus* (p. 209) : stations de la butte sud-occidentale de la colline de Wangen, de la colline de Dorlisheim (dite Rippberg) et de la pente calcaire à exposition méridionale située au Nord de Hippolskirch (Jura Alsacien). A l'encontre de *Knautia arvensis*, cette espèce habite de préférence les stations à tendance plus nettement xérophytiques. Nos relevés ont été effectués à cinq moments différents : fin août, début septembre 1935. — Les résultats de notre étude sont consignés dans le tableau ci-contre :

Numéros des relevés	Date des récoltes	Région des récoltes	Nature du terrain	Nombre des pieds étudiés	Les trois formes sexuelles en %			
					I ☿	II (☿ ♀)	III ♀	IV Somme ☿ + ♀
1	22 août 1935	Colline de Dorlisheim.	Calcaires triasiques	186	89,7	8,6	1,6	91,3
2	19 août 1935	Prés entre Mutzig et Molsheim	Alluvions	159	56,6	12,5	30,8	87,4
3	25 août 1935	Colline de Wangen....	Calcaires triasiques avec influences grèseuses	166	78,9	16,8	4,2	83,1
4	27 août 1935	Colline de Dorlisheim.	(Voir plus haut).	217	77,4	7,3	15,2	92,6
5	2 sept. 1935	Jura alsacien (Hippolskirch)	Calcaires jurassiques	405	88,8	8,6	2,4	91,1

Dans le cas de *Scabiosa Columbaria*, comme pour les espèces précédentes, ce sont encore les pieds hermaphrodites qui dominent numériquement ceux des deux autres catégories. La moyenne de la colonne I est, en effet, de 78,3%, celle des femelles 10,8%, et celle des gynomonoïques 10,7%. Les valeurs correspondant à la somme hermaphrodites + femelles (colonne IV), varient entre 81,3% et 92,6%. Cette variation est donc du même ordre de grandeur que celle observée chez *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica* : l'ensemble des valeurs pratiquement constantes de la colonne IV plaide en faveur d'une corrélation entre les pieds hermaphrodites et les pieds femelles qui est d'ailleurs une conséquence immédiate de la constance des gynomonoïques. D'ailleurs, si nous comparons la colonne I à la colonne III, nous verrons qu'aux valeurs les plus élevées et voisines l'une de l'autre des pieds hermaphrodites (89,7% et 88,8%), correspondent les valeurs les plus basses des pieds femelles : ces dernières étant également voisines l'une de l'autre : 1,6% et 2,4%. Inversement, à la valeur la plus basse de la rubrique des pieds hermaphrodites (56,6%), correspond la valeur la plus élevée de la colonne des pieds femelles (30,8%). — Toutefois, si nous comparons les résultats fournis par les relevés numéros 3 et 4, nous pouvons remarquer que les valeurs des pieds hermaphrodites sont voisines : 78,9% et 77,4%; mais les valeurs correspondantes de la colonne des pieds femelles, au lieu d'être également voisines, sont respectivement de 16,8% et 7,3%.

Si nous passons à l'étude des valeurs fournies par les pieds gynomonoïques, nous voyons qu'elles subissent des variations relativement faibles : de 8,6% à 16,8% : variations qui sont d'ailleurs complètement indépendantes de celles de la colonne des pieds hermaphrodites. La moyenne de la rubrique des pieds gynomonoïques est de 10,7%, valeur entièrement superposable à celle fournie par le pied gynomonoïque des deux espèces précédentes (*Knautia arvensis* et *Knautia silvatica*).

En résumé, pour *Scabiosa Columbaria*, les individus hermaphrodites sont de beaucoup plus nombreux (78,2%) que ceux des deux autres catégories réunies. Le

pourcentage des pieds gynomonoïques (10,7%) se montre indépendant des variations des autres valeurs.

SUCCISA PRATENSIS

L'établissement de sept relevés effectués en août-septembre 1935, à sept endroits différents, relève de la technique déjà employée et exposée à propos des espèces précédentes.

Les capitules de cette scabieuse hygrophile ont été cueillis, ou bien sur des prairies humides fortement inclinées (relevés 4, 5 et 6), ou horizontales (relevés 1, 2, 3 et 7). Les résultats fournis par ces relevés sont résumés dans le tableau ci-dessous :

Numéros des relevés	Date des récoltes	Région des récoltes	Nature du terrain	Nombre des pieds étudiés	Les trois formes sexuelles en %			IV Somme ☿ + ♀
					I ☿	II (☿ ♀)	III ♀	
1	20 août 1935	Plateau de Wisches..	Schistes dévoniens	185	91,8	6,4	1,6	93,4
2	2 sept. 1935	Jura alsacien (Hippolskirch)	Calcaires jurassiques	490	90,4	5,1	4,4	94,8
3	20 août 1935	Vallée de Wisches....	Alluvions	171	90,–	5,2	4,6	94,6
4	20 août 1935	Vallon de Muhlbach..	Schistes dévoniens	195	88,2	7,6	4,1	92,3
5	21 août 1935	Vallon de Muhlbach..	Schistes dévoniens	169	86,3	8,8	4,7	91,–
6	4 sept. 1935	Massevaux (Vallée latérale)	Viséen à roches volcaniques acides	658	84,–	10,6	5,3	89,3
7	28 août 1935	Saint-Hippolyte, prairies humides de l'Ill (Bruchmühle)	Alluvions	204	82,8	10,2	6,8	89,6

Comme pour *Scabiosa Columbaria* et *Knautia silvatica*, nous constatons que, dans le cas de *Succisa pratensis*, c'est encore le taux des pieds hermaphrodites qui l'emporte de beaucoup sur celui des deux autres catégories. Les variations sont d'amplitude faible (82,8% à 91,8%), et sont de l'ordre de grandeur des erreurs expérimentales. Les valeurs des pieds femelles au contraire, sont très fabiles et oscillent entre 1,6% et 6,8%. Si nous considérons les rapports numériques existant entre pieds hermaphrodites et pieds femelles, nous constatons, malgré la faible amplitude des variations, une oscillation compensatrice extrêmement nette. Si nous comparons aux valeurs des pieds hermaphrodites, qui vont en décroissant du relevé numéro 1 au relevé numéro 7, celle des pieds femelles, nous verrons qu'elles varient en sens inverse, et cela d'une façon très précise : elles croissent régulièrement de 1,6 à 6,8%; il n'y a que

la décimale du relevé numéro 4 qui ne soit pas d accord avec le reste de la série. Cette interdépendance est encore accentuée par les valeurs constantes de la dernière colonne, traduisant la somme (hermaphrodites + femelles). — L'examen de la colonne des pieds gynomonoïques montre une série de sept valeurs oscillant entre 5,1 et 10,6%. La moyenne de ces valeurs est de 7,7%, et ne s'éloigne donc guère des valeurs trouvées pour les autres espèces.

En résumé, les divers relevés effectués sur *Succisa pratensis* nous permettent de constater :

1) Une forte prédominance numérique des pieds hermaphrodites (87,6% en moyenne) sur les deux autres formes sexuelles; 7,7% pour les pieds gynomonoïques et 4,5% pour les pieds femelles, en moyenne;

2) Les valeurs traduisant l'importance numérique des pieds gynomonoïques, se distinguent par une constance remarquable et une indépendance complète à l'égard des variations des deux autres catégories de pieds;

3) Les rapports entre les trois catégories sexuelles d'individus se maintiennent constants, quelle que soit la nature géologique ou la situation géographique de la localité où le relevé a été effectué.

***

Conclusion. — De l'ensemble de cette étude, dont le but est de nous renseigner sur la répartition dans l'espace et sur les proportions relatives des trois formes sexuelles de *Knautia arvensis*, *Knautia silvatica*, *Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis*, nous pouvons donc déduire les résultats suivants :

Pour chaque espèce donnée, il existe des rapports qui se maintiennent constants, d'une station à une autre et d'une année à l'autre.

Des quatre espèces étudiées, *Knautia arvensis* à floraison printanière, se distingue des trois autres par les valeurs les plus faibles concernant les pieds hermaphrodites. Les trois autres espèces ont, à cet égard, des valeurs très voisines — *Knautia arvensis* à floraison et fructification tardives, offre des valeurs intermédiaires.

Moyennes des proportions relatives des 3 formes sexuelles

Knautia arvensis	55,2% hermaphrodites et 32,2% femelles (floraison et fructification précoces).
	67,8% hermaphrodites et 23% femelles (floraison et fructification tardives).
Knautia silvatica	77,5% hermaphrodites et 9,7% femelles.
Scabiosa Columbaria	78,2% hermaphrodites et 10,8% femelles.
Succisa pratensis	87,7% hermaphrodites et 4,5% femelles.

Constance remarquable (autour de 10%) dans le cas des pieds gynomonoïques quelle que soit l'espèce envisagée.

Chapitre II

GÉNÉTIQUE

Étude de la descendance des diverses formes sexuelles de Dipsacacées gynodimorphes

L'étude de la répartition dans l'espace des trois formes sexuelles de quelques espèces gynodimorphes, nous a permis de constater les trois faits suivants : 1°) Les trois formes, sexuelles ne sont pas disséminées irrégulièrement sur divers points de l'aire de dispersion des espèces, comme cela arrive par exemple pour certaines Ombellifères androdimorphes (p. 14). Dans tous les cas étudiés, nous avons vu les trois formes sexuelles réunies, partout où nous avons effectué des relevés. — 2°) Nous avons constaté qu'il existe, entre ces trois formes sexuelles, un rapport assez bien déterminé. Dans le cas de *Knautia arvensis*, les valeurs moyennes de ces rapports étaient les suivantes : pieds hermaphrodites 60%, pieds femelles 30%, pieds gynomonoïques 10%. Pour le cas de *Knautia silvatica* : pieds hermaphrodites 80%, pieds femelles 10% et pieds gynomonoïques 10%. — 3°) Nous avons, de plus, remarqué que pour une espèce donnée, ces valeurs ne changent pas d'une localité à l'autre, et qu'elles se retrouvent constantes pendant plusieurs années consécutives sur le même terrain, comme sur des terrains distincts.

Nous avons également observé que le taux des pieds gynomonoïques reste sensiblement constant, quelle que soit l'espèce envisagée, alors que le taux des pieds hermaphrodites et femelles peut changer d'une espèce à l'autre : les valeurs de ces deux dernières formes variant d'ailleurs toujours, en sens inverse l'une de l'autre, phénomène explicable de par la présence d'un taux constant : les pieds gynomonoïques.

Voilà, en résumé, l'ensemble des faits que l'étude de la répartition dans l'espace des différentes formes sexuelles nous a permis d'observer. Il reste à les expliquer.

Deux questions se posent : 1°) Pourquoi, dans le cas des Dipsacacées gynodimorphes, trouvons-nous régulièrement réunies, sur un espace relativement restreint, l'ensemble des trois formes sexuelles, alors qu'il n'en est pas toujours ainsi chez d'autres, en particulier chez les végétaux androdimorphes (Ombellifères). — 2°) Pourquoi, pour une espèce donnée, ces rapports entre les trois formes sexuelles restent-ils constants, d'un endroit à l'autre et d'une année à l'autre?

Si nous passons en revue l'ensemble de formes réductionnelles liant l'état hermaphrodite à l'état unisexué femelle chez *Knautia arvensis*, nous constatons que certaines formes, les fleurs ne présentant plus trace d'appareil mâle par exemple, sont extrêmement rares. Aussi, n'avons-nous rencontré ces dernières que dans une seule station : aux abords immédiats de Nancy. — L'état sporadique de telles formes

réductionnelles gynodimorphes, n'est pas sans rappeler la grande dissémination de certaines formes sexuelles d'espèces androdimorphes. Nous pensons que si ces formes extrêmes, qui constituent cependant un état terminal d'équilibre vers lequel tend le processus évolutif (état mâle pour la série androdimorphe et état femelle pour la série gynodimorphe), ne sont pas régulièrement distribuées sur l'ensemble de l'aire de répartition, c'est que leur formation est de date relativement récente. Ces formes sexuelles récemment formées, n'ont pas encore eu le temps de se répandre sur une grande étendue de l'aire de dispersion occupée par l'espèce. Elles se comporteraient de façon analogue à l'espèce linnéenne récemment formée qui, selon GAUSSEN (1933, **56**, p. 46), « *va parfois partir à la conquête du monde. Avec l'ardeur de la jeunesse, elle se multiplie, se dissémine et accroît son territoire. Donc plus l'aire est vaste, plus l'espèce est ancienne* ». — Ce même auteur (p. 68) appelle endémiques, des plantes à aire restreinte : « *cette disposition pouvant être celle d'une espèce en train de disparaître ou celle d'une espèce nouvellement formée* ». Nous appliquons le même raisonnement aux formes sexuelles gynodimorphes, et nous disons que, si ces trois formes coexistent, c'est-à-dire ont une aire de répartition se superposant à celle de l'espèce, c'est que leur formation doit être de date lointaine. Si, au contraire, l'une ou l'autre de ces formes ne se montre que sporadiquement, nous avons toutes les raisons de supposer qu'elle est d'origine plus récente. Inversement, il peut également arriver que les formes hermaphrodites de départ deviennent très rares. Il en est ainsi de la forme hermaphrodite de *Sium latifolium*, qui ne se trouve qu'en Hollande; de la forme hermaphrodite de *Pimpinella magna*, qui ne se trouve que dans le Tyrol méridional et en Italie; de même la forme hermaphrodite de *Daucus Carota* n'est connue qu'en Flandre et en Hollande (BURCK, 1906, **11**). — *Satureia hortensis* ne possède que des pieds gynomonoïques et femelles. M. CORRENS, en effet, n'a jamais rencontré d'individus vraiment hermaphrodites chez cette espèce. Si ce dernier état sexuel est lui aussi sporadique, ou s'il a complètement disparu, il y a lieu de présumer que, l'évolution sexuelle intervenant, cet état se trouve être remplacé par des formes plus proches de l'unisexualité. — Il semble donc qu'il puisse en être de la rareté des deux formes extrêmes, comme des plantes à aire restreinte : aire qui peut être celle d'une espèce en train de disparaître ou celle d'une espèce nouvellement formée. — Si donc, au cours de nos recherches sur les Dipsacacées gynodimorphes. les trois formes sexuelles se sont toujours montrées très disséminées, nous croyons que c'est là une raison permettant de présumer que l'évolution vers l'unisexualité femelle est de date lointaine. Les différents stades évolutifs ont ainsi eu le temps de se disséminer sur la totalité de l'aire de dispersion de cette espèce. Cette manière de voir est plus vraisemblable encore si, au lieu d'admettre un seul foyer d'où serait issue cette forme évolutive, on en admet plusieurs ou même un grand nombre, ce qui, à notre avis, est possible sinon probable.

Nature des causes créant des rapports constants dans l'espace et dans le temps, entre les trois formes sexuelles.

Pour expliquer ce fait singulier, maintes fois observé, que les rapports numériques entre les diverses formes sexuelles de Dipsacacées gynodimorphes, restent constants d'un endroit à l'autre et d'une année à l'autre, on est conduit à examiner : 1°) la

fertilité comparée des trois catégories de pieds; 2°) la modalité suivant laquelle ces 3 formes sexuelles se transmettent à la descendance. — En effet, si, d'une part, chaque forme sexuelle se reproduisait elle-même exclusivement, et si, d'autre part, la fertilité de chacune des trois formes était la même, nous arriverions au résultat que la nature offre à nos yeux. — En est-il réellement ainsi?

Génétique des plantes gynodimorphes

A propos de l'étude de l'évolution de l'appareil sexuel femelle (p. 72), nous nous sommes occupé de la fertilité des fruits provenant des trois catégories d'individus. Grâce à l'emploi de deux méthodes d'investigation, une morphologique et une biologique, nous avons pu constater que la forme sexuelle femelle était plus fertile que la forme sexuelle hermaphrodite. Nous avons également observé qu'au point de vue de la fertilité des akènes, les pieds gynomonoïques se comportaient comme les pieds unisexués femelles.

Pour nous adapter davantage au mécanisme des processus évolutifs qui s'accomplissent dans la nature, nous avons exprimé cette constation par une formule plus conforme au fait : *la fertilité des pieds hermaphrodites est diminuée par rapport à celle des pieds unisexués femelles* (p. 102). — D'après cette constatation, le taux des pieds unisexués femelles, ainsi que celui des pieds gynomonoïques, devraient augmenter, alors que celui des pieds hermaphrodites aurait tendance à diminuer. Les rapports numériques entre ces trois catégories de pieds, loin d'être constants, seraient donc éminemment variables. — La connaissance de la fertilité comparée des akènes n'est donc pas susceptible d'expliquer la constance des rapports numériques existant entre ces trois catégories de pieds. — Une forme étant plus fertile que l'autre, il est nécessaire, si on veut arriver à des rapports constants, qu'intervienne un mécanisme compensateur corrigeant les excès : ce qui nous amène à étudier les modalités suivant lesquelles les trois formes sexuelles se transmettent à la postérité.

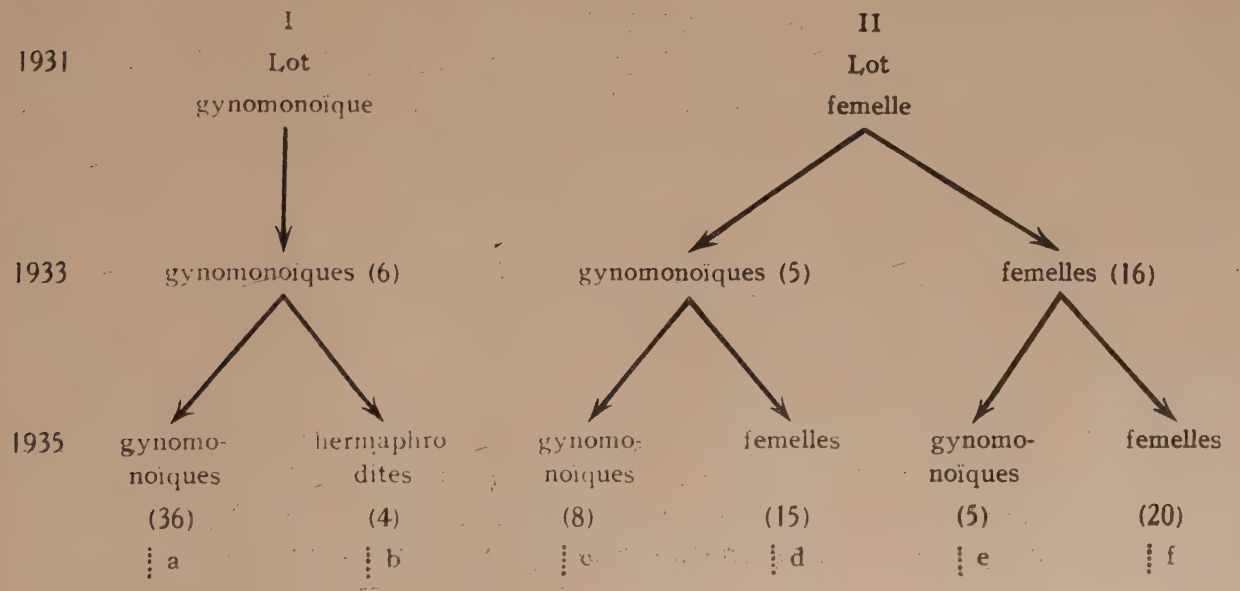
Modalités dans la transmission du sexe à la descendance.

Cette étude a été poursuivie par nous sur *Knautia silvatica, Knautia arvensis* et *Scabiosa maritima*. De ces trois espèces, c'est surtout *Knautia silvatica* que nous avons étudié de très près, en vue de l'établissement des lois qui régissent la descendance des diverses formes sexuelles. L'étude de cette espèce, commencée en 1931, a été poursuivie jusqu'en 1936 inclusivement.

Knautia silvatica. — C'est en septembre 1931 que nous avons cueilli, au bord des chemins forestiers menant au Ballon de Guebwiller, deux lots d'akènes de *Knautia silvatica*. Le nombre des pieds fournisseurs d'akènes était restreint (2 à 3). Le premier lot était constitué par des fruits provenant de pieds gynomonoïques (p. 52); le deuxième lot comportait des akènes produits exclusivement par des pieds unisexués femelles. Les pieds qui nous ont fourni ces akènes n'ont pu être examinés, quant à leur sexualité, qu'une seule fois (septembre 1931). Nous savons (pp. 53 à 56) qu'un examen unique est insuffisant pour nous renseigner sur la nature exacte de la sexualité d'un individu : on est exposé à une erreur au détriment des pieds gynomonoïques. En effet, si les pieds considérés en septembre 1931 étaient vraiment des pieds femelles, l'étude de la descendance va nous le prouver; mais il n'en était pas de même des

autres qui, à ce moment, ne portaient que des capitules à fleurs toutes hermaphrodites, et que nous avons pris pour vraiment hermaphrodites. Or, l'étude de la descendance pendant plusieurs années de suite, nous a montré qu'il s'agissait vraisemblablement là de pieds gynomonoïques au stade hermaphrodite. — En conséquence, dans la suite, nous ne parlerons jamais de lots hermaphrodites, mais bien de lots gynomonoïques.

Ces fruits ont été conservés au laboratoire jusqu'au mois de janvier 1932, moment de leur mise en pots de germination. Le lot des pieds gynomonoïques donna naissance à 6 jeunes plantes; celui des femelles en fournit 19. Au mois d'avril, les jeunes pieds furent repiqués en pleine terre, sur deux parties nettement séparées d'une plate-bande. Durant l'été 1932, ces 25 individus restaient à l'état de rosettes; ils ne produisaient de tiges florifères qu'en juin 1933. — Sur les six individus provenant du lot de fruits produits par des pieds gynomonoïques, tous étaient gynomonoïques. La gynomonœcie de ces six individus n'a pu être établie qu'au cours des années 1934, 1935 et 1936 (pp. 53 à 56). — Sur les 19 individus provenant d'un lot de pieds unisexués femelles, il y avait 5 pieds gynomonoïques et 14 pieds unisexués femelles. — Au cours de la saison 1933, des akènes furent cueillis : 1°) sur l'ensemble des 6 pieds gynomonoïques provenant d'un lot de pieds gynomonoïques (A). 2°) Sur l'ensemble des 5 individus gynomonoïques provenant d'un lot de pieds unisexués femelles (C). — 3° Sur l'ensemble des 16 pieds femelles provenant de ce même lot de pieds unisexués femelles (B). — Ces 3 catégories de fruits furent conservés jusqu'au 26 février 1934, moment de leur semis. — Le résultat de la germination fut le suivant : les akènes de A donnèrent naissance à 41 jeunes plantes; les akènes de B, à 25, et les akènes de C, à 23 jeunes rosettes. Au moment de leur floraison, qui eut lieu en juin-août 1935, nous avons pu constater les faits suivants : Sur les 41 individus de A, il y avait : 36 pieds gynomonoïques, 4 pieds hermaphrodites et 1 pied parasité par *Ustilago*. Sur les 25 individus de B, il y avait : 5 pieds gynomonoïques et 20 pieds femelles. — Enfin, sur les 23 individus de C, il y avait : 8 individus gynomonoïques et 15 individus femelles. — Les résultats de cette culture pédigrée sont résumés dans le schéma ci-dessous :



Les pointillés indiquent que les expériences continuent. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'individus obtenus.

Ainsi, parmi les 46 descendants d'un lot de pieds gynomonoïques, il y a 42 gynomonoïques et 4 hermaphrodites; et parmi les 69 descendants d'un lot de pieds femelles, il y a 18 gynomonoïques et 51 femelles. — Cette étude nous apprend donc que la descendance des deux formes sexuelles gynomonoïques et femelle, est constituée par un mélange où domine la forme de laquelle on est parti qui est en même temps la forme sexuelle la plus évoluée. — Si, en particulier, nous examinons de plus près le schéma II de la page 193, qui a trait à la descendance des pieds femelles. nous verrons que, dès 1933, il y a apparition d'un mélange de pieds où les gynomonoïques sont, par rapport aux femelles, comme 5 à 16. La descendance des pieds femelles, à la deuxième génération produit un mélange où les rapports sont du même ordre de grandeur; et enfin, la descendance des pieds gynomonoïques se comporte, chose singulière, à peu de chose près, comme celle des femelles : les pieds unisexués femelles sont de beaucoup supérieurs, numériquement, aux pieds gynomonoïques. — Quant au schéma I de la descendance des individus gynomonoïques, ce n'est qu'en 1935 que nous avons réussi à enregistrer un mélange de pieds gynomonoïques et de pieds hermaphrodites, où les premiers dominaient de beaucoup.

Les résultats que nous avons obtenus sur *Knautia silvatica*, viennent se ranger à côté de ceux obtenus par M. Correns sur d'autres plantes gynodioïques : *Satureia hortensis*, *Silene inflata*, *S. dichotoma* et *Plantago lanceolata*. — Les expériences de 1904, effectuées par lui sur *Satureia hortensis* et *Silene inflata*, lui ont permis d'énoncer la loi suivante : *chaque forme sexuelle se reproduit elle-même, exclusivement ou à peu près* (1904, **26**, p. 514). En 1905 (**27**, p. 462), M. Correns complète son énoncé de 1904 en ajoutant, que *la tendance de la forme phylogénétiquement plus récente* (*forme unisexuée*) *domine la forme primitive hermaphrodite*. — En 1906, M. Correns continue ses expériences sur *Satureia hortensis* et *Silene inflata*, et les étend à *Silene dichotoma* et *Plantago lanceolata*. Les résultats de ses expériences (1906, **28**, p. 472) sur ces quatre espèces, lui ont permis de confirmer les lois établies par lui antérieurement.

Si, dans l'ensemble, nos résultats obtenus sur *Knautia silvatica* répondent aux exigences des lois de Correns, à savoir que chaque forme sexuelle se reproduit elle-même, exclusivement ou à peu près et que la tendance de la forme phylogénétiquement plus récente domine la forme plus ancienne, il convient cependant de faire des restrictions. — Tout d'abord, nous voyons que les deux formes sexuelles de *Knautia silvatica*, la forme femelle avant tout, ne se reproduisent pas elles-mêmes exclusivement et que la forme femelle est accompagnée d'un taux plus ou moins important de pieds gynomonoïques. Ainsi, en 1933, le mélange de pieds gynomonoïques et de pieds femelles apparu dans la descendance est : 5 pieds gynomonoïques (= 23,8%) pour 16 pieds femelles (= 76,1%); en 1935, ces mélanges sont respectivement : 8 pieds gynomonoïques (= 34,7%) pour 15 pieds femelles (= 65,2%), et 5 pieds gynomonoïques (= 20%) pour 20 pieds femelles (= 80%).

Or, si nous considérons les expériences de M. Correns (1906, **28**, p. 465), nous voyons que, dans le cas de *Satureia hortensis*, les résultats sont les suivants : 330 pieds femelles lui donnent 207 pieds femelles et 4 pieds gynomonoïques; les 207 pieds femelles donnent, à leur tour, 2.048 pieds femelles et pas trace de pieds gynomonoïques. Le lot

des 219 pieds gynomonoïques de 1904 fournit : 285 pieds gynomonoïques et 3 pieds femelles; les 285 pieds gynomonoïques donnèrent, à leur tour, 2.204 pieds gynomonoïques et 91 pieds femelles. — Ces résultats obtenus sur *Satureia hortensis*, continués jusqu'en 1908, obéissent d'une façon plus parfaite aux *lois de* CORRENS que ceux obtenus par nous sur *Knautia silvatica*. Il est permis de voir dans ce comportement une différence attribuable à l'espèce.

Le fait que toutes les plantes gynodioïques n'obéissent pas d'une façon rigoureuse, mais d'une façon approchée seulement, aux lois découvertes par le savant biologiste allemand, ressort encore des études de RAUNKIAER.

En 1903, cet auteur (1906, **113**, p. 35) sème séparément des graines provenant d'individus hermaphrodites et d'individus femelles de *Thymus vulgaris*. — Il constate que la presque totalité des individus produits par des individus femelles sont femelles (95,4% de pieds femelles et 4,6% de pieds hermaphrodites). Les individus provenant de pieds hermaphrodites sont, soit hermaphrodites (35%), soit femelle (65%).

Opérant sur *Knautia arvensis*, l'auteur danois obtient les résultats suivants : les fruits de quatre individus hermaphrodites donnèrent naissance à 80 plantes, dont 73 hermaphrodites et 7 femelles, c'est-à-dire 91,25% de pieds hermaphrodites et 8,75% de pieds femelles; les fruits de six individus femelles produisaient 272 individus, dont 44 pieds hermaphrodites et 197 pieds femelles, à savoir : 16,2% de pieds hermaphrodites et 72,4% de pieds femelles.

A côté de ces expériences, citons encore celles effectuées par M. CORRENS, en 1916, sur quelques espèces de *Cirsium* (**32**). — Les espèces gynodioïques examinées par cet auteur sont : *Cirsium oleraceum*, *C. acaule*, *C. palustre* et *C. Velenovskyi*. Ces quatre espèces se comportent de façons différentes.

1°) *C. oleraceum :* Les plantes femelles se reproduisent elles-mêmes exclusivement, tout comme les pieds femelles de *Satureia hortensis*. — Les pieds gynomonoïques donnent un mélange d'individus gynomonoïques et d'individus femelles, où ces derniers dominent de beaucoup. Il n'y a pas de pieds hermaphrodites dans la descendance. — Les pieds hermaphrodites se reproduisent eux-mêmes ou presque. Dans cette dernière conclusion l'auteur est moins strict : le nombre des pieds étudiés étant trop réduit.

2°) *C. acaule f. caulescens :* La descendance des pieds femelles est entièrement femelle.

3°) *C. palustre :* les pieds femelles produisent, à côté de leurs semblables, environ 50% de descendants plus ou moins hermaphrodites. — La descendance des pieds gynomonoïques est composée, surtout, par des pieds gynomonoïques accompagnés de quelques individus hermaphrodites et de quelques individus femelles. Les pieds hermaphrodites donnent, à côté des pieds gynomonoïques, très souvent aussi des pieds femelles.

4°) *C. Velenovskyi :* Parmi les cinq descendants du pied hermaphrodite fleuri en 1911, il y eut, en 1914, 3 pieds hermaphrodites et 2 pieds femelles. — Le pied gynomonoïque donna après auto-fécondation, 9 descendants, dont 8 femelles et 1 gynomonoïque. — Un capitule gynomonoïque presque complètement femelle, fécondé par du pollen de pied hermaphrodite, donna 44 descendants, dont 13 portaient des capitules avec plus ou moins de pollen, 18 pieds sans pollen, et 13 pieds gynomonoïques présentant des stades de transition vers l'état femelle.

D'après ce comportement, l'auteur distingue un type *oleraceum* et un type *palustre*. Le premier se comporte d'une façon analogue à *Satureia hortensis* : les pieds femelles bien qu'ils soient fécondés par le pollen des pieds hermaphrodites, ne donnent exclusivement que des pieds femelles. Chez le deuxième type, la descendance des pieds femelles est formée par un mélange.

Knautia silvatica, par la modalité suivant laquelle se reproduit la forme sexuelle femelle, vient se ranger à côté du *type palustre*.

Knautia arvensis. — Au cours de l'époque de floraison de 1935, des akènes ont été cueillis sur les trois catégories de pieds de *Knautia arvensis*. Trois lots de fruits ont ainsi été constitués, contenant respectivement les akènes provenant de pieds hermaphrodites, de pieds gynomonoïques et de pieds femelles. Peu de temps après la récolte, ils ont été mis en pots de germination remplis de terreau. Le 6 septembre de la même année, les jeunes rosettes étant déjà assez développées, elles furent repiquées en pleine terre sur des plates-bandes marquées. Sur les 63 jeunes scabieuses, il y en avait respectivement 29 provenant de pieds hermaphrodites; 10 provenant de pieds unisexués femelles, et enfin 23 issues de pieds gynomonoïques. — Si les akènes cueillis en 1935 ont été mis en terre l'année même de la récolte, c'était dans le but d'avoir des pieds fleuris l'année suivante, en 1936. En effet, l'expérience a montré que si de jeunes plantes de *Knautia arvensis* ou *Knautia silvatica* ne sont repiquées en pleine terre qu'au printemps, elles persistent durant tout le reste de l'année à l'état de rosette, sans jamais produire de tige florifère. En ce qui concerne cette question, aucune exception n'a été remarquée par nous dans le cas de *Knautia silvatica*. De rares cas de floraison prématurée ont pu être observés chez *Knautia arvensis*. — Malgré cette précaution de faire germer les fruits avant l'hiver, un grand nombre de pieds n'avaient pas encore fleuri au mois de septembre 1936. Les résultats obtenus, si fragmentaires qu'ils soient à cause de la floraison d'une partie seulement des pieds, sont les suivants :

1°) Sur les 10 pieds provenant d'akènes cueillis sur des individus rigoureusement femelles, 5 seulement ont fleuri; tous les 5, au même titre que leurs ascendants étaient rigoureusement femelles, ce qui évoque le type *C. palustre* de M. Correns.

2°) Sur les 29 individus provenant de pieds hermaphrodites (les caractères morphologiques seuls ont été considérés et cela uniquement au moment de la récolte), 5 seulement ont fleuri. Parmi ces derniers se trouvaient : 2 pieds hermaphrodites, 2 pieds gynomonoïques et 1 pied femelle.

3°) Sur les 23 pieds provenant d'individus gynomonoïques, 9 seulement donnèrent naissance à des tiges florifères. Parmi ces 9 on comptait : 7 pieds gynomonoïques, 1 pied hermaphrodite et 1 pied femelle. Ce dernier résultat ressemble également à celui obtenu par M. Correns chez *C. palustre*.

Les renseignements que nous fournit cette étude de la descendance des trois formes sexuelles de *Knautia arvensis*, sont les suivants. — En ce qui concerne les pieds femelles et les pieds gynomonoïques, la *loi de* Correns semble se vérifier. En ce qui concerne les pieds hermaphrodites, les individus étaient trop peu nombreux pour fournir des résultats décisifs. Cependant, cette dernière catégorie nous apprend combien il est indispensable de connaître la sexualité, non seulement des ascendants directs, mais, si possible encore, celle de plusieurs générations; d'où la nécessité des cultures pédigrées.

Grâce aux expériences de M. CORRENS, de RAUNKIAER et aux nôtres, nous pouvons dire que *les formes sexuelles d'une espèce gynodimorphe se reproduisent elles-mêmes ou à peu près :* le taux du mélange pouvant être variable suivant les espèces. *Nous appuyant sur ces résultats, nous arrivons donc à expliquer la constance des rapports entre les diverses formes sexuelles dans l'espace et dans le temps, malgré la différence dans la fertilité des akènes : les formes les plus fertiles produisant, à côté de leur forme sexuelle, celle qui est moins fertile.*

Ainsi, *Knautia arvensis* femelle, plus fertile que la forme hermaphrodite (p. 89), produit, à côté des 72,4% de femelles, encore 16,2% d'hermaphrodites (RAUNKIAER). — *Knautia silvatica* gynomonoïque, plus fertile que la forme hermaphrodite, produit, à côté des pieds gynomonoïques, encore des pieds hermaphrodites. — *Satureia hortensis* gynomonoïque, plus fertile que la forme femelle, produit, à côté de ses semblables, encore des pieds femelles; la forme femelle, moins fertile, ne produit pas ou presque pas de pieds gynomonoïques (CORRENS, 1904, **26**, p. 517). — Pour cette dernière espèce, nous ne connaissons pas le rapport numérique entre les deux formes sexuelles, gynomonoïque et femelle. M. CORRENS suppose qu'il doit y avoir constance (1904, **26**, p. 516).

La forme gynomonoïque de *Satureia hortensis* ne doit pas être mise sur le même pied qu'une forme gynomonoïque de *Knautia arvensis* ou de *Knautia silvatica*, car, le stade initial et les pieds mâles manquant, cette forme ne semble plus pouvoir évoluer davantage vers la diœcie.

Si donc, nous avons pu expliquer pourquoi les trois formes sexuelles d'une Dipsacacée gynodimorphe maintiennent entre elles des rapports numériques constants, plusieurs autres questions, soulevées au cours de nos essais, méritent d'être étudiées :

1°) Pourquoi *Knautia arvensis* hermaphrodite produit, à côté de sa propre forme, des pieds femelles (RAUNKIAER, *loc. cit.*) ou des pieds gynomonoïques (p. 196). — 2°) Pourquoi, *Knautia silvatica* femelle produit, à côté de la forme femelle, non pas des hermaphrodites, mais des pieds gynomonoïques?

Avant de répondre à ces questions, considérons les faits suivants : Un examen plus approfondi du schéma de la page 193 montre qu'il y a lieu de distinguer, quant à leur origine génétique, deux sortes de pieds femelles, comme il y a également lieu de distinguer deux sortes de pieds gynomonoïques.

En effet, il convient de discerner (schéma II) : 1°) des individus femelles dont les ascendants ne comprennent exclusivement que des pieds femelles; c'est le cas de la lignée de l'extrême droite du schéma aboutissant en *f*. — 2°) Ceux des individus femelles qui comptent parmi leurs ascendants des individus non femelles, soit gynomonoïques. — Tel est le cas de la lignée qui se termine en *d*.

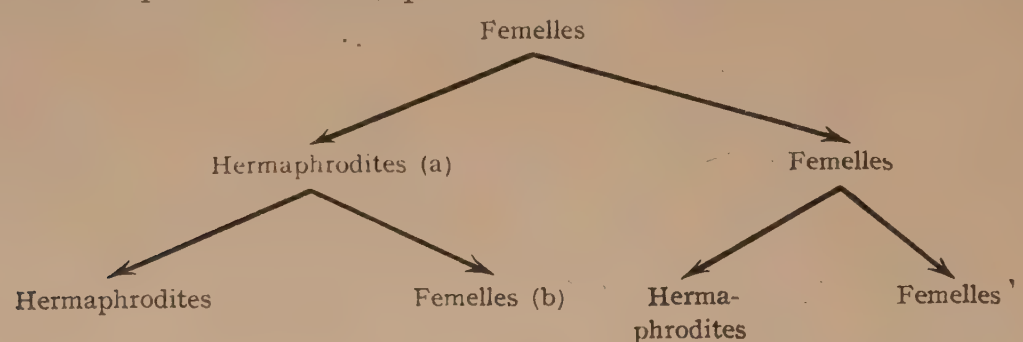
Nous faisons remarquer qu'aucun signe extérieur, morphologique ou histologique, ne permet de discerner les individus de ces deux catégories.

Ce que nous venous de dire des pieds unisexués femelles, s'applique également aux individus gynomonoïques. En effet, il convient de séparer, au point de vue génétique, ceux des individus gynomonoïques que l'on trouve en *a* (schéma I), de ceux que l'on voit aboutir en *c* ou en *e*. Les premiers ne comptent parmi leurs ascendants que des individus de la même forme sexuelle, tandis que les derniers dérivent de formes différentes. — Le même raisonnement est applicable aux formes hermaphrodites.

Au cours de nos expériences sur *Knautia silvatica*, nous n'avons pas eu l'occasion d'opérer sur la forme sexuelle hermaphrodite. Cependant, supposons que nous ayons cherché à connaître la composition, au point de vue des formes sexuelles, de la descendance issue de pieds rigoureusement hermaphrodites, c'est-à-dire de pieds trouvés hermaphrodites après un examen morphologique et histologique, et dont les stigmates auraient été pollinisés par du pollen provenant de pieds analogues; nous pouvons présumer sans risques, qu'elle aurait été, elle aussi, rigoureusement hermaphrodite au même titre que les ascendants. — Ce cas équivaut à étudier un pied dont l'hermaphrodisme n'est atteint, ni par une réduction gynodimorphe, ni par une réduction androdimorphe. — Un tel pied de *Knautia silvatica* ne peut se comporter dans sa descendance autrement que le ferait n'importe quel pied hermaphrodite de n'importe quel groupe végétal : un *Lilium*, un *Pisum*, pour prendre les exemples de M. Correns (1928, **33**, p. 23-26).

Mais de tels pieds hermaphrodites doivent être différenciés de ceux qui apparaissent dans la descendance d'un lot de pieds gynomonoïques, comme ceux aboutissant en *b*, ainsi que de ceux apparaissant dans la descendance des pieds femelles de *Knautia arvensis* (Raunkiaer, 113) car, étant donné ce qui se passe pour les pieds gynomonoïques du schéma II 1933, ils doivent, très vraisemblablement, dans leur descendance, donner un mélange de pieds hermaphrodites et de pieds femelles.

Ces considérations nous permettent d'expliquer l'apparition de pieds femelles dans la descendance de pieds hermaphrodites : le pied qui a fourni les akènes, était vraiment hermaphrodite; mais au, point de vue génétique, il a dû faire partie d'une lignée de descendants d'une forme sexuelle femelle. Cette dernière, au lieu de donner un mélange de pieds femelles et de pieds gynomonoïques, comme nous l'avons vu chez *Knautia silvatica*, donnera un mélange d'individus femelles et d'individus hermaphrodites, suivant le schéma théorique ci-dessous, conçu sur le même plan que celui établi, expérimentalement, pour *Knautia silvatica*.



Dans ce schéma, le pied (ou les pieds) *a* serait ce pied hermaphrodite qui aurait fourni des akènes, et *b* le pied (ou les pieds) trouvé, d'une façon si inattendue, mêlé aux pieds hermaphrodites. — On peut également supposer que le pied sur lequel les fruits ont été récoltés était, en réalité, un pied gynomonoïque au stade hermaphrodite, car d'après nos recherches sur la descendance des pieds gynomonoïques de *Knautia arvensis* (p. 196), nous savons qu'elle peut comporter des pieds femelles. — Ce fait ne peut donc nullement contribuer à ébranler le taux des pieds hermaphrodites, bien au contraire. — Quant à la présence des deux pieds gynomonoïques que nous avons trouvés dans la descendance des pieds hermaphrodites, nous avons remarqué

qu'au cours de leur époque de floraison, ils étaient porteurs de capitules hermaphrodites : ce n'est que vers la fin (début juin) que des capitules femelles apparaissent. — Ces pieds gynomonoïques doivent donc provenir de pieds également gynomonoïques, mais qui, au moment de la cueillette des akènes, passaient par un stade hermaphrodite.

La question de savoir pourquoi la descendance des pieds unisexués femelles de *Knautia silvatica*, est composée par un mélange de pieds femelles et de pieds gynomonoïques, et non par un mélange de pieds femelles et de pieds hermaphrodites, comme l'exigeraient nos conclusions de la page 197, soulève incontestablement le problème de l'influence du sexe de l'agent pollinisant.

Les individus unisexués, femelles pour se reproduire, exigent l'intervention, soit du pollen des individus hermaphrodites, soit de celui des individus gynomonoïques. La descendance de tels pieds femelles est donc une génération *hybride* (au sens étendu du mot) entre deux formes sexuelles de la même espèce. — Comme le montre notre schéma (p. 193), la génération 1935 est issue de la génération 1933. A ce moment, il n'y avait au jardin que 27 pieds de *Knautia silvatica* : 11 pieds gynomonoïques et 16 pieds femelles. Ces derniers ne pouvaient donc être pollinisés régulièrement que par du pollen provenant des pieds gynomonoïques : cette espèce montagnarde ne vivant pas aux environs de Strasbourg. — Nous savons déjà, que cette espèce ne répond pas rigoureusement aux exigences des lois de M. CORRENS, en ce sens que la forme sexuelle femelle ne se reproduit pas elle-même exclusivement.

Si donc, et l'expérience nous l'apprend, la descendance de la forme sexuelle femelle est composée par un mélange de deux formes, il semble naturel que, dans ces conditions, apparaissent : 1°) la forme sexuelle femelle; 2°) celle qui a fourni le pollen. — Dans le cas présent, il serait, en effet, tout aussi inconcevable d'espérer trouver des pieds hermaphrodites dans la descendance de deux pieds de *Knautia silvatica* gynomonoïque et femelle croisés, qu'il le serait d'attendre des pieds hermaphrodites dans la descendance des pieds femelles de *Satureia hortensis*, espèce chez laquelle des individus hermaphrodites n'ont jamais été signalés. — Le lot d'akènes cueillis au Ballon de Guebwiller en septembre 1931, a dû être prélevé sur des pieds femelles également pollinisés par du pollen de provenance gynomonoïque. Nous répétons, d'ailleurs, que le nombre de ces pieds femelles était très restreint, et qu'ils se trouvaient mêlés aux gynomonoïques.

Il semble se dégager de cette étude, que la nature sexuelle des pieds non femelles, paraissant dans la descendance d'une lignée femelle, est, avant tout, fonction des circonstances extérieures. Or, comme, dans la nature, les pieds hermaphrodites sont de beaucoup les plus répandus, non seulement chez *Knautia silvatica*, mais encore chez les autres espèces de Dipsacacées gynodimorphes, il semble normal que la descendance des pieds femelles soit formée par un mélange de pieds femelles et de pieds hermaphrodites (p. 189). Aussi les faits observés chez *Knautia silvatica* sont-ils à attribuer à un cas spécial : association de pieds femelles et de pieds gynomonoïques réalisée sur nos plates-bandes d'expérience du jardin.

Nature génétique du stade intermédiaire gynomonoïque et du stade final femelle.

Stade femelle final. — Une des questions les plus importantes qu'ait pu soulever la génétique des espèces gynodioïques, est celle de ce comportement singulier de la

descendance unilatérale des pieds unisexués femelles. Cette particularité se montre avec le maximum de netteté chez les espèces appartenant au type *Cirsium oleraceum* ou *Satureia hortensis* : la forme sexuelle femelle s'y reproduit elle-même exclusivement. Déjà, en 1908 (**30**, p. 689), M. CORRENS fait remarquer que, chez *Satureia hortensis*, le pollen de la forme gynomonoïque n'a d'autre rôle à remplir dans la formation de la descendance de cette forme femelle, que celui d'un stimulant du développement. Il est, en effet, singulier de constater que, chez cette dernière plante, et plus encore chez *Cirsium oleraceum*, les pieds femelles ne donnent exclusivement que des pieds femelles, bien qu'ils soient exclusivement fertilisés par le pollen des pieds hermaphrodites (*C. oleraceum*).

Nous nous voyons là en présence de deux plantes dont les tendances sexuelles sont différentes : d'une part, nous avons des pieds unisexués femelles, à *tendance femelle* et d'autre part, des individus hermaphrodites fournissant un pollen à *tendance également hermaphrodite*. — En effet, à supposer que *Knautia*, *Cirsium palustre* ou *Satureia hortensis* femelles, développent leur embryon par voie parthénogénétique, les plantes issues de telles graines ne peuvent être que des pieds femelles, au même titre que celles issues parthénogénétiquement des oosphères d'*Antennaria alpina*, *Elatostemma sessile* et *acuminatum* et *Humulus Lupulus* (R. v. WETTSTEIN, 1925, **156**, p. 600-604) : plantes à sexes séparés. — D'autre part, il y a des individus hermaphrodites se reproduisant seulement par leur pollen. La tendance sexuelle de ces derniers n'est pas, comme on pourrait le croire, une tendance mâle, mais bien une tendance hermaphrodite; au même titre que le gamète femelle d'une plante hermaphrodite possède, non pas une tendance femelle, mais bien une tendance hermaphrodite; car, comme le fait très justement remarquer M. CORRENS (1928, **33**, p. 26), si une oosphère non réduite d'un Lis ou d'un Pois se développait par voie parthénogénétique, l'organisme qui en naîtrait ne serait point femelle, mais hermaphrodite. De la même façon, un grain de pollen de ces deux plantes devrait donner naissance, non à un organisme mâle, mais bien à un organisme hermaphrodite. Ainsi, chez *Vaucheria hamata*, algue à deux sexes mélangés sur le même individu, Fr. v. WETTSTEIN (1920, **153** *bis*, p. 260) a pu faire développer le contenu de l'anthéridie et le gamète femelle non fécondé : il a obtenu de chacun d'eux un organisme portant les deux sexes.

La génétique des plantes gynodioïques nous enseigne que cette tendance hermaphrodite apportée par le pollen des pieds hermaphrodites, n'arrive jamais à s'épanouir dans la descendance des pieds femelles. — De son côté, cette tendance femelle des pieds unisexués femelles, n'est nullement ébranlée par cette fusion, réitérée de génération en génération, avec un pollen à tendance hermaphrodite. Cette tendance hermaphrodite ne reparaissant jamais dans la descendance, elle doit donc être neutralisée ou éliminée.

Plusieurs théories sont nées, ayant pour but d'expliquer le mécanisme suivant lequel s'opère cette neutralisation ou cette élimination de la tendance sexuelle hermaphrodite, apportée par les gamètes mâles et inévitablement liée au stock chromosomique de ces derniers. — JANCHEN (1923, **76** *ter*, p. 261) rappelle que le haplonte de chaque plante à sexes mélangés possède les deux tendances sexuelles, mais souvent avec une intensité inégale. Il répond donc à la formule génétique FM, ou éventuellement fM ou Fm, où f et m expriment une intensité amoindrie, soit de la tendance mâle, soit de la tendance femelle. La formule d'un diplonte hermaphrodite normal

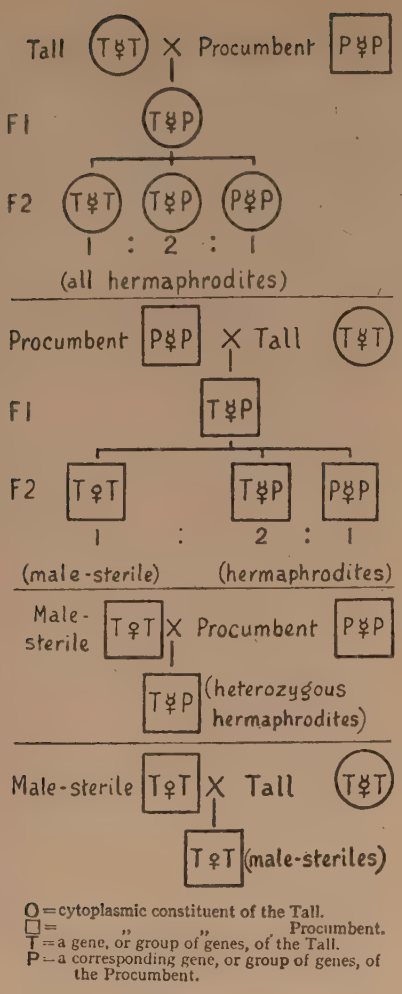
serait donc *FFMM*. — Dans le cas de *Satureia* et de plantes gynodioïques analogues, l'auteur (p. 265) est prêt à admettre que, dans une partie des individus, *MM* a muté en *Mm*. L'intensité de la tendance mâle aurait donc subi un affaiblissement. JANCHEN admet même que *MM* s'est affaibli vis-à-vis de *FF*, phénomène qui expliquerait que les plantes *FFMM* ne sont pas vraiment hermaphrodites mais gynomonoïques. — Les plantes ayant la formule génétique *FFMm* sont rigoureusement femelles. Les gamètes femelles et les gamètes mâles formés par les pieds gynomonoïques répondraient tous à *FM;* mais les pieds femelles de formule *FFMm*, eux aussi, ne formeraient qu'une seule catégorie de gamètes, notamment des gamètes du type *Fm*. L'auteur suppose qu'étant donnée la tendance femelle plus prononcée de ces derniers (*Fm*), par rapport aux gamètes *FM*, ils sont avantagés au moment de la formation des tétrades dans la cellule-mère du sac embryonnaire. Il s'ensuit nécessairement que les plantes *FFMm* ne produisent que des plantes *FFMm*, c'est-à-dire des femelles; les plantes *FFMM*, rien que des plantes *FFMM* c'est-à-dire des pieds gynomonoïques.

M. Fritz v. WETTSTEIN (1924, **153**, p. 767), rappelant les particularités observées par M. CORRENS dans la descendance des pieds femelles de ces plantes, pense à une action du plasma de la cellule sexuelle femelle. Cette dernière pouvant être telle qu'elle empêche même une tendance hermaphrodite homozygote de se manifester. Le nombre de chromosomes serait ainsi le même chez les pieds hermaphrodites que chez les pieds femelles : phénomène que nous avons pu vérifier depuis (p. 156).

M. CORRENS fait observer (1928, **33**, p. 118) à cet égard, que l'influence du cytoplasme de la cellule sexuelle femelle ne devrait se limiter qu'au sexe et ne se manifester dans aucun autre caractère. Cet auteur rapporte que l'hybride *Cirsium oleraceum* femelle × *Cirsium canum* hermaphrodite est toujours, comme la mère, purement femelle. Si on recroise cet hybride avec *C. canum* hermaphrodite, on en obtient d'autres qu'on peut recroiser toujours avec le même père : les plantes de la génération F^3 sont encore toutes femelles. Elles devraient encore posséder le plasma oosphérial de *C. oleraceum;* alors que dans leur aspect extérieur elles diffèrent peu de *C. canum*.

L'opinion de M. Fr. v. WETTSTEIN suivant laquelle le cytoplasme de la cellule sexuelle femelle collabore à la transmission de l'état femelle à la descendance, n'est pas isolée dans la littérature. — MM. CHITTENDEN et PELLEW (1927, **23**, p. 10) expriment le même avis que l'auteur précédent, sans avoir eu connaissance de son travail. — En 1921, BATESON et GAIRDNER (1927, **23**, p. 10) observent que dans un croisement entre *Linum usitatissimum* normal, dit « *tall* », et la race « *procumbent* », il apparaît en F^2 une race femelle, dite « *male-sterile* ». Cette anomalie se transmet comme un caractère mendélien récessif; mais, chose singulière, ce caractère n'apparaît que quand « *procumbent* » est le parent maternel dans le croisement; aucun pied femelle ou « *male-sterile* » ne se rencontre en F^1 ou F^2 d'un croisement où « *tall* » a été pollinisé par « *procumbent* ». Il y a seulement apparition de la race femelle toutes les fois qu'il y a continuité cytoplasmique avec « *procumbent* ».

Les auteurs supposent que cette différence, au cours des processus héréditaires, est due à une dissemblance entre les cytoplasmes de « *procumbent* » et de « *tall* ». Les individus paraissant dans la génération F^1, et dans les générations ultérieures qui résultent d'un croisement de « *procumbent* » par « *tall* », ont un cytoplasme « *procumbent* », de même que la descendance du croisement inverse a un cytoplasme « *tall* ».



Dans le schéma ci-contre, dû à MM. CHITTENDEN et PELLEW, nous voyons en outre qu'il y a formation de « *male-sterile* » toutes les fois que deux gènes ou deux groupes de gènes de « *tall* » se trouvent dans du cytoplasme de « *procumbent* ». Le résultat du dernier croisement de la figure se superpose aux phénomènes observés chez *Satureia hortensis* ou *Cirsium oleraceum* à savoir, femelle ou « *male-sterile* » croisée avec la race normale « *tall* », donne encore des « *mules-steriles* » ou femelles.

Se basant sur ces phénomènes, BATESON considère la race « *tall* » comme hétérozygote pour l'élément déterminant l'hermaphrodisme. Cet élément passerait uniquement dans les ovules, alors que le pollen en serait dépourvu. Un tel phénomène de dissemblance dans la constitution génétique du pollen et des ovules, fut appelé *anisogeny* par BATESON. — M. CORRENS (1928, **33**, p. 119) trouve que ces hypothèses expliquent bien les phénomènes, à cette seule différence près que la distinction entre les cytoplasmes des plantes hermaphrodites et des plantes femelles ne relèverait pas d'une origine hybride, mais d'une mutation; et dans ce cas l'ensemble cadre avec les explications données antérieurement par M. Fr. v. WETTSTEIN.

Stade intermédiaire gynomonoïque. — Un individu gynomonoïque étant caractérisé par la présence de fleurs femelles et de fleurs hermaphrodites, on peut se demander quel est le rôle de ces deux catégories de fleurs dans la transmission à la postérité des caractères sexuels. Nous avons vu, chez *Knautia silvatica* et chez *Knautia arvensis*, que la descendance des individus gynomonoïques est formée, elle aussi, surtout par des individus gynomonoïques. Mais, au cours de cette étude, nous avons récolté globalement les akènes à la surface des capitules fructifères, sans distinction entre les fruits produits par des fleurs hermaphrodites et ceux produits par les fleurs femelles.

Un important problème à résoudre, fut de savoir comment est composée la descendance issue de fleurs femelles portées par des capitules gynomonoïques. — Nous savons déjà qu'au point de vue morphologique, il n'existe aucun caractère permettant de discerner deux fleurs femelles, dont l'une appartient à un individu femelle et l'autre à un individu gynomonoïque. Nous savons comment se comporte une fleur femelle d'un individu unisexué au point de vue génétique : il s'agit maintenant de savoir quel est le comportement génétique des fleurs femelles de pieds gynomonoïques.

Nous nous sommes occupé de cette question en 1935. L'objet d'étude était un ensemble de pieds gynomonoïques de *Scabiosa maritima*, dont nous avions récolté nous-même les akènes au mois d'août 1934, sur des pieds également gynomonoïques vivant au bord d'un chemin menant au Collège des Écossais à Montpellier. — Cette espèce végétant très bien dans notre jardin d'expérience de Strasbourg, nous avons

opéré de la façon suivante. — Sur un capitule gynomonoïque en voie d'épanouissement, dont les fleurs étaient encore très éloignées du stade femelle qui, d'ailleurs, ne s'installe que vers la fin de l'anthèse du capitule, nous avons arraché toutes les fleurs hermaphrodites, laissant intactes les fleurs femelles. Ces dernières seules se sont développées et ont fructifié. Les akènes mûrs conservés au laboratoire pendant l'hiver, furent mis en pots de germination dès le mois de février 1936. Les jeunes pousses furent repiquées en pleine terre dès le mois d'avril. — *Scabiosa maritima* fleurissant déjà au cours de la première année, les capitules se sont épanouis en fin juillet. L'examen de la composition des inflorescences nous a permis de constater que les plantes étaient gynomonoïques au même titre que les plantes-mères. *Donc les akènes provenant des fleurs unisexuées femelles portées par des pieds gynomonoïques, donnent une descendance gynomonoïque et non femelle.*

Quoi qu'il en soit de la ressemblance intégrale, au point de vue morphologique, d'une fleur femelle d'un pied rigoureusement unisexué femelle, avec celle également femelle d'un pied gynomonoïque, il existe néanmoins entre elles une différence *irréductible* frappant le patrimoine héréditaire. — Une fleur femelle d'un individu gynomonoïque n'est pas sans présenter quelque analogie avec les fleurs femelles périphériques d'un capitule gynomonoïque d'une Composée-Radiée (Exemple : *Chrysanthemum Leucanthemum*) dont les akènes, semés individuellement, ne donnent pas des capitules composés uniquement de fleurs femelles, mais bien des capitules normaux à fleurs femelles et fleurs hermaphrodites.

Cette étude nous apprend, une fois de plus, combien la seule étude morphologique est incapable de nous renseigner sur la nature véritable d'un stade réductionnel quelconque. Non seulement il faut compléter l'observation morphologique par une vérification histologique, mais encore songer à une contre-épreuve d'ordre génétique. — Une autre conclusion à tirer de cet ensemble, est qu'entre les individus gynomonoïques et les individus unisexués femelles, il n'existe pas une différence de degré, mais bien une différence de nature, résultant d'une dissemblance profonde dans les deux patrimoines héréditaires.

Conclusion. — L'étude de la répartition dans l'espace des diverses formes sexuelles de Dipsacacées gynodimorphes, nous a amené à étudier les modalités suivant lesquelles ces formes se transmettent à la postérité. En effet, la constance remarquable des rapports numériques entre les trois formes sexuelles des espèces étudiées (p. 189) ne pouvait s'expliquer, en présence d'une fertilité inégale des fruits, que grâce à un mécanisme compensateur. Nous avons trouvé, en effet, que les fruits les plus fertiles produisaient, à côté de leur propre forme, un certain taux de pieds à akènes moins fertiles. — A la suite d'une telle compensation, on comprend comment cette constance des rapports numériques entre les diverses formes sexuelles peut se constituer.

Les *lois de* CORRENS ont trouvé une vérification satisfaisante dans le cas des espèces étudiées (*Knautia arvensis* et *Knautia silvatica*).

Les études ci-dessus nous ont appris que la détermination du sexe d'un individu doit comporter, en dehors des examens morphologiques ou histologiques, un examen génétique, pour nous renseigner sur la pureté de la lignée.

La catégorie intermédiaire des pieds gynomonoïques constitue un stade d'évolution fixé héréditairement ; donc entièrement indépendant, génétiquement, du stade femelle.

Chapitre III

LE DIMORPHISME SAISONNIER CHEZ *KNAUTIA ARVENSIS*

Dans nos régions, la scabieuse des champs commence à épanouir ses capitules, suivant que le temps est plus ou moins propice, au début ou vers le milieu du mois de mai. La floraison de cette espèce continue pendant tout le reste de la période de végétation : des capitules fleuris et normalement constitués ayant encore pu être examinés par nous, fin octobre 1934, ainsi que dans les premiers jours de novembre 1933 et 1935.

Nous allons nous efforcer d'analyser de plus près la *signification biologique* de cette époque de floraison, si démesurément longue par rapport à celle des autres espèces de cette famille étudiées par nous.

Nous faisons remarquer dès maintenant, que tous les individus que nous avons vu fleurir au mois de mai se trouvaient régulièrement dans des prairies, c'est-à-dire dans des formations créées et entretenues par les soins de l'homme en vue de la récolte de fourrage. — Ces prairies sont fauchées deux fois par an : une première fois au moment de la fenaison (mi-juin), et une deuxième fois au moment de la récolte du regain (fin août, début de septembre).

Les prairies que nous avons soumises tout spécialement à notre étude, sont celles qui se trouvent à l'est de Mutzig, sur la rive droite de la Bruche, ainsi que celles qui couvrent la pente en direction sud-ouest de la colline de Wangen. Ces dernières ont été plus spécialement examinées.

Tous les pieds de *Knautia arvensis* végétant dans ces prairies, ont pour particularité de fleurir et de fructifier avant la coupe du foin. Une fois coupés, ces pieds persistent pendant tout le reste de l'année à l'état de rosettes. Nous n'avons jamais vu refleurir cette catégorie de pieds après la fenaison.

Notre attention a été retenue par ce phénomène, dès la fin du mois de septembre 1934. A ce moment, voulant dresser un relevé en vue de l'étude des rapports existant entre les trois formes sexuelles de cette espèce gynodimorphe, nous avons choisi comme terrain d'étude la prairie déjà étudiée le 24 mai 1934 (p. 182). En effet, à cette dernière date, ce pré était caractérisé par l'extrême abondance (près de 1.000 pieds) de *Knautia* en fleurs. Or, au mois de septembre, ce même pré était pratiquement vide de scabieuses en fleurs; nous n'en remarquions que quelques pieds isolés poussant surtout sur les talus bordant les prairies qui s'étalent en gradins.

Inversement, nous rendant, vers la fin du mois de mai et au début du mois de juin 1935, sur les collines de Dorlisheim-Mutzig, en vue de l'établissement d'un relevé analogue, nous ne rencontrâmes pas un pied de *Knautia arvensis* en fleurs; et cela en des endroits qui, au mois de septembre 1934, étaient émaillés de scabieuses. Ces dernières nous avaient d'ailleurs permis de cueillir des akènes en vue de l'étude

de la fertilité du pistil. Nous nous sommes donc demandé quels pouvaient être les rapports entre la catégorie des pieds fleurissant au printemps, et celle des pieds qui fleurissent en été et en automne. Les pieds d'automne sont-ils des rejetons des pieds de printemps? Les pieds de printemps sont-ils des pieds d'automne fleurissant précocement?

Pour résoudre ce problème, nous avons procédé de la façon suivante : 1°) nous avons marqué des pieds fleurissant au printemps, pour pouvoir les suivre d'une année à l'autre. — 2°) pour la même raison nous avons marqué des pieds d'été. — 3°) Simultanément, nous avons observé ce qui se passait en dehors des prairies.

Vers la fin du mois de mai 1935, quand tous les pieds de *Knautia* vivant dans les prés eurent épanoui leurs capitules, nous marquâmes un certain nombre d'individus tant hermaphrodites que femelles et gynomonoïques.

Notre attention fut attirée aussi, sur une tache plus ou moins circulaire comportant plus de 50 individus, tous rigoureusement femelles. En outre, nous avons repéré quelques individus de *Knautia arvensis* vivant en dehors des prairies, sur un petit espace inculte et délaissé peuplé de *Bromus erectus*. Ces derniers individus avaient commencé à fleurir en même temps que les individus des prés; ils étaient d'autant plus intéressants pour notre étude que, n'étant pas touchés par la faux au moment de la fenaison, il était très instructif d'observer comment ils se comporteraient dans la suite.

Tous les pieds ainsi repérés, ceux qui se trouvaient dans les prés comme ceux qui se trouvaient en dehors, ont fleuri et fructifié *avant la coupe du foin*. Durant tout le reste de l'année, ils sont restés à l'état de rosette, sans jamais donner naissance à une tige florifère. — Les pieds vivant en dehors des prairies, sur le petit espace inculte, fleurissent et fructifient à la même époque que ceux de l'intérieur des prés et, chose remarquable, peu de temps après la fenaison, la floraison s'arrête et les tiges florifères se dessèchent. — Durant tout le reste de l'année, ces pieds, *qui n'ont jamais été endommagés en aucune façon*, restent à l'état de rosettes, sans donner de tiges florifères.

Ces deux catégories de pieds, à savoir : ceux qui se trouvaient à l'intérieur et ceux qui se trouvaient à l'extérieur des prés, se comportent donc d'une façon identique et doivent, par le fait même, appartenir à la même forme biologique. — Aussi, et c'est la conséquence logique de tout ce qui précède, si les pieds de prairies ne produisent plus de tiges florifères après la coupe du foin, cela ne tient nullement à ce qu'ils ont été endommagés par l'homme; c'est un caractère inné. — Ce fait semble désormais incontestable, grâce à l'observation du comportement d'*individus témoins* végétant en dehors des prés.

De plus, des akènes cueillis au mois de juin 1935 sur des individus poussant dans les prés, donc fleurissant et fructifiant avant la fenaison, ont été semés dans des pots de germination le 4 juillet de la même année. Ils ont donné naissance à de jeunes plantes qui, le 6 septembre 1935, ont été repiquées en pleine terre. Ces jeunes rosettes ont produit des tiges florifères *vers le milieu du mois de mai* 1936. Elles ont fleuri jusqu'au début du mois de juin. A partir de ce moment certaines d'entre elles entraient au stade de repos. Les tiges au lieu d'être dressées s'inclinent, se couchent et dépérissent. La plante a terminé son cycle. — D'autres pieds de *Knautia arvensis* existant depuis plus longtemps au jardin, ont pu être observés pendant plusieurs années consécutives. Eux aussi se comportent d'une façon identique : floraison printanière et au début

du mois de juin; dépérissement de l'appareil florifère. La floraison ne reprend que l'année suivante au mois de mai.

Ce caractère de floraison et fructification précoces se transmettant à la descendance, doit donc être inscrit dans le patrimoine héréditaire.

La figure 150 montre un pied de *Knautia arvensis* à floraison printanière, photographié le 21 mai 1936; la figure 151 nous montre ce même pied, qui n'a jamais été mutilé ou endommagé, au début du mois de septembre de la même année : il est réduit à une rosette de feuilles.

Reste à étudier le comportement des pieds fleurissant après la fenaison. — Au mois de septembre 1935, nous avons marqué des individus de *Knautia arvensis* qui, à ce moment, portaient des capitules épanouis. Ces individus se trouvaient rarement au milieu des près, mais plutôt sur les talus limitant les différents prés s'étalant en gradins. Au mois de mai, leurs rosettes, peu développées, se trouvaient à côté de la forme printanière qui, à ce moment, a ses capitules épanouis. Ces individus entraient dans leur phase de repos vers la fin du mois d'octobre, ou au début du mois de novembre. Examinés vers le milieu et la fin du mois de mai 1936, à un moment où les pieds signalés plus haut étaient en pleine floraison, ces individus se présentaient sous la forme de rosettes sans trace de tige florifère. Cet état est représenté par la figure 152 (photographie du 23 mai 1936). Or, chose remarquable, cette rosette ne développait pas de tige florifère avant la coupe du foin. Ses pieds ne fleurissaient *qu'au début du mois de juillet* (*fig.* 152 *et* 153), et cette floraison se poursuivait jusqu'en fin de saison (octobre).

Des pieds tout à fait semblables ont été remarqués le long des sentiers et sur les talus. Donc ils ne sont nullement localisés aux abords immédiats des prairies.

Des akènes cueillis au mois de septembre 1934 *sur de tels pieds fleurissant au mois de juillet seulement, donnèrent des rosettes qui ne produisirent de tiges florifères qu'au mois de juillet* 1936, *et dont la floraison se poursuivait jusqu'au mois d'octobre.*

De ces observations, il résulte que nous avons affaire là à deux formes biologiques de *Knautia arvensis* complètement indépendantes l'une de l'autre, et qui se différencient par leurs époques de floraison se plaçant pour l'une avant, pour l'autre après la coupe du foin. Ces deux particularités sont fixées par voie héréditaire.

Si ces deux formes de *Knautia arvensis* ont pour caractère distinctif *essentiel* de fleurir, l'une au printemps et l'autre en été, il peut être d'une certaine importance de savoir si ces deux formes possèdent encore d'autres caractères différentiels. — A cet effet, nous allons examiner : 1°) comment les deux formes se comportent vis-à-vis du milieu extérieur, autrement dit quelles sont leurs exigences écologiques; 2°) nous allons les soumettre à un examen de morphologie comparée.

Les exigences écologiques des deux formes biologiques de *Knautia arvensis*

Les exigences écologiques de la forme de *Knautia arvensis* a floraison printanière. — L'étude des prairies situées à l'est de Mutzig sur la rive droite de la Bruche, nous a montré qu'au début du mois de juin 1935, la scabieuse des champs s'associe dans cette station à *Arrhenaterum elatius, Festuca elatior, Holcus lanatus, Avena pubescens, Dactylis glomerata, Leucanthemum vulgare, Crepis biennis, Rumex*

150

151

152

153

FIG. 150 à 153. — *Knautia arvensis.*
Individu à floraison printanière photographié en : mai (150), septembre (151). — Individu à floraison estivale, photographié en : mai (152), juillet (153).

acetosa, Tragopogon pratensis, Trifolium minus et *Trifolium pratense.* — Plus tard dans la saison, on remarque la présence d'*Avena flavescens* et *Agrostis vulgaris.* Ces prairies des bords de la Bruche sont d'autant plus intéressantes que, par suite d'irrégularités du cours d'eau, de date lointaine, on trouve quelquefois au milieu de ces prairies à sol fertile, des enclaves constituées par des alluvions sablonneuses de fertilité moindre, créant un espace à tendance nettement xérophile. — Ce changement de terrain a une répercussion immédiate sur le tapis floral. Ces enclaves plus sèches sont caractérisées par l'absence de *Knautia* et par la présence de *Bromus erectus, Dianthus Carthusianorum, Campanula Rapunculus, Rumex acetosella, Galium verum, Helianthemum nummularium, Hieracium Pilosella, Nasturtium pyrenaicum, Cerastium brachypetalum, Myosotis hispida, Trifolium striatum, Salvia pratensis.*

Vers la fin du mois de mai 1935, les prairies de la colline de Wangen sont caractérisées par la prédominance de *Crepis biennis, Leucanthemum vulgare, Rumex acetosa* et *Knautia arvensis.* Le reste des constituants de ces prairies étaient, à la même date : *Arrhenaterum elatius, Festuca pratensis, Avena pubescens, Trisetum flavescens, Holcus lanatus, Dactylis glomerata, Bromus mollis, Poa trivialis, P. pratensis, Cynosurus cristatus, Anthoxanthum odoratum, Vicia sativa, Cerastium arvense, Galium Mollugo, Rhinanthus major, Ajuga reptans, Veronica Chamaedrys, Ranunculus bulbosus, Trifolium minus, Plantago lanceolata, Medicago Lupulina, Trifolium pratense, Centaurea Jacea, Tragopogon pratensis, Bellis perennis, Vicia sepium, Vicia villosa, Taraxacum, Salvia pratensis, Saxifraga granulata; Lotus corniculatus, Myosotis hispida, Trifolium repens.* — Au point de vue du terrain, ces prairies s'étalent sur une zone de transition entre le grès vosgien et le calcaire coquillier (Muschelkalk). Donc, comme pour les prairies des bords de la Bruche, nous voyons également ici la scabieuse des champs s'associer à des plantes mésophiles venant sur un sol fertile et profond.

Nous ajouterons que cette forme ne sort guère des prairies. Ce n'est qu'exceptionnellement que nous l'avons rencontrée en dehors, par exemple sur ce petit espace inculte signalé plus haut (p. 205) et, là encore, nous sommes convaincu d'avoir affaire à une échappée de prairie : l'endroit en question se trouvant au bord d'un chemin utilisé pour le transport du foin.

Knautia arvensis à floraison printanière est, en outre, une plante de lumière; elle ne se plaît que dans les prairies abondamment ensoleillées. Il est très fappant de remarquer avec quel soin elle évite l'ombre : il suffit qu'un arbre fruitier se trouve dans une de ces prairies richement et uniformément peuplée de scabieuses pour éliminer aussitôt ces plantes de la zone ombragée. — Si elle n'entre pas dans la composition floristique des endroits à tendance nettement xérophiles (enclaves sablonneuses des bords de la Bruche), elle ne figure pas davantage dans les stations humides.

De cette étude il ressort donc que la forme de *Knautia arvensis* qui se trouve dans les prairies, qui fleurit et fructifie avant la fenaison, se caractérise par ce fait qu'au point de vue écologique elle exige une station mésophile à sol fertile et richement ensoleillé.

Les exigences écologiques de *Knautia arvensis* a floraison estivale. — Nous savons déjà que la catégorie des pieds de *Knautia arvensis* à floraison estivale ne se trouve jamais, ou se trouve très rarement, dans les mêmes stations que les pieds à floraison printanière, alors que ces derniers sont liés aux prairies, les autres se trouvent généralement en dehors des prairies. Les lieux de prédilection de la forme à florai-

son estivale semblent être les bords des chemins, les talus bordant les prairies ou des surfaces incultes. Un caractère très marquant est que cette forme biologique de *Knautia arvensis* arrive même à vivre dans les associations végétales les plus xérophiles du pays : les prairies sèches à *Bromus erectus*. — Une telle station de *Knautia arvensis* a été observée sur la pente nord-ouest et nord de la colline de Dorlisheim. Le substratum géologique étant formé par des calcaires triasiques (Muschelkalk), ce sont surtout des espèces thermophiles qui vont l'habiter.

Le 4 juillet 1936, le tapis végétal de cette « garide » à *Bromus erectus* (ISSLER, 1927, 74) est composée des plantes suivantes : *Bromus erectus, Koeleria cristata, Brachypodium pinnatum, Festuca ovina, Briza media, Anthericum ramosum, Gymnadenia conopaea, Orchis militaris, Plantanthera viridis, Euphorbia Cyparissias, Helianthemum nummularium, Linum tenuifolium, Sanguisorba minor, Agrimonia Eupatoria, Rosa rubiginosa, Peucedanum Cervaria, Galium verum, Asperula cynanchica, Plantago media, Hippocrepis comosa, Anthyllis vulneraria, Genista tinctoria, Ononis spinosa, Onobrychis sativa, Salvia pratensis, Brunella grandiflora, Stachys recta, Origanum vulgare, Campanula glomerata, Centaurea Scabiosa, Inula salicina, Scabiosa Columbaria.*

Au milieu de cette association végétale fortement xérophile, où dominent : *Bromus erectus, Anthericum ramosum* et *Scabiosa Columbaria, Knautia arvensis qui commence seulement à fleurir à cette même époque,* est surtout commune dans l'exposition nord. Ailleurs, elle est assez disséminée et recherche le voisinage des buissons et des arbres. — Une station analogue a été observée sur la butte occidentale de la colline de Wangen : *Knautia arvensis* s'y comporte d'une façon semblable.

Il semble néanmoins que la scabieuse des champs à floraison estivale se plaise davantage dans des stations moins xériques. Le relevé floristique ci-dessous le montre nettement. Il a été établi le 25 juillet 1936, sur le talus droit à exposition sud-ouest d'un chemin menant à la colline de Wangen, juste avant l'entrée de la forêt. Dans cette station, *Knautia arvensis* vit en présence de *Lactuca Scariola, Potentilla reptans, Agrimonia Eupatoria, Campanula Rapunculus, C. rapunculoides, Bromus erectus, Potentilla verna, Plantago lanceolata, Rosa glauca, Prunus spinosa, Teucrium Chamaedrys, Carex muricata, Crataegus monogyna, Sanguisorba minor, Campanula Trachelium, Lathyrus pratensis, Fragaria collina, Salvia pratensis, Clinopodium vulgare, Potentilla argentea, Thymus Serpyllum, Euphorbia Cyparissias, Centaurea Jacea, Dactylis glomerata, Achillea millefolium, Cornus sanguinea, Hypericum perforatum, Galium verum.*

Dans cette station, on remarque également jusqu'à quel point *Knautia arvensis* à floraison estivale évite l'ombre : non seulement elle n'entre pas dans la forêt, mais elle fait même défaut au-dessous des arbres ombrageant le talus avant l'entrée de la forêt.

Il résulte de cette étude comparée des exigences écologiques des deux formes de *Knautia arvensis,* que la forme à floraison estivale est *plus souple* que celle à floraison printanière. Tandis que cette dernière est invariablement liée à ces formations mésophiles, à sol riche et fertile, que sont les prairies entretenues par les soins de l'homme; l'autre se rencontre dans des formations variées : talus bordant ces mêmes prairies qui réalisent des conditions assez voisines de celles que présente le reste de la prairie, et où nous voyons, au mois de mai, ces deux formes coexister l'une à côté de l'autre : l'une en fleurs, l'autre à l'état de rosette sans trace de tige. Nous la rencontrons aussi sur les talus plus ou moins secs et pierreux bordant les chemins, sur de vastes champs abandonnés et enfin dans les stations les plus chaudes : les collines calcaires.

— Il est de plus à remarquer que si la forme habitant les prairies évite l'ombre d'une façon rigoureuse, la forme fleurissant après la coupe du foin est moins exigeante à cet égard. Si nous ne la voyons jamais entrer dans la forêt, ou même si nous la voyons éviter l'ombre des arbres fruitiers, nous avons néanmoins remarqué cette catégorie de pieds vivant derrière des touffes de *Prunus spinosa* qui l'ombrageaient pendant une grande partie de la journée. Remarquons également, que dans des stations aussi xériques que le sont nos « garides » à *Bromus erectus*, la scabieuse des champs se met de préférence sur le versant le plus humide, ou bien elle recherche l'ombre.

Quant à ces pieds de prairies que nous avons trouvés quelquefois, accidentellement, en dehors de leur milieu naturel, sur des espaces présentant souvent des conditions bien différentes, nous ne savons rien sur leur sort. Nous ignorons s'ils se maintiennent dans ces stations tels quels, s'ils se transforment, ou s'ils périssent. Il faut pour cela les suivre pendant un grand nombre d'années consécutives.

Morphologie comparée des formes printanière et estivale de *Knautia arvensis*

Étude morphologique des pieds a floraison printanière. — Ces individus se présentent, soit sous la forme de souches portant un ensemble de tiges florifères (pieds caespiteux), soit sous la forme de pieds portant chacun une seule tige florifère. — Les premiers, plus robustes, peuvent atteindre de 1 m. 10 à 1 m. 20 de haut : la section de la tige pouvant avoir au ras du sol jusqu'à 8 mm. de diamètre. — Les pieds à une tige florifère mesurant jusqu'à 80 ou 90 cm. de haut, sont moins robustes. — Au moment de la floraison, ces deux catégories de pieds présentent quatre ou cinq paires de feuilles; la paire inférieure étant souvent en train de jaunir et de se désorganiser. Les distances entre ces différentes paires de feuilles ou, autrement dit, la longueur des entre-nœuds est, de haut en bas :

	Pieds caespiteux			Pieds unicaules	
1	58 cm	26 cm	28 cm	38 cm	35 cm
2.	30	29	27	33	32
3.	14	23	10,5	11,5	13
4.	6	12	—	3,5	6,5
5.	—	6	—	—	—

Couleur des feuilles. — La couleur des feuilles est d'un vert franc. Quelquefois ce vert peut être plus foncé et se rapprocher de celui qui caractérise *Knautia silvatica.*

Pilosité. — La surface du limbe porte des poils tecteurs. Cette pilosité diminue de bas en haut. Les individus à feuilles complètement glabres existent aussi, mais ils sont beaucoup plus rares. La tige présente deux sortes de poils tecteurs se différenciant par leurs dimensions : les plus longs, surtout nombreux dans les régions inférieures, s'y insèrent sur des éminences colorées en rouge brun.

Longueur des feuilles (en centimètres) du nœud inférieur au nœud supérieur :

	Pieds caespiteux			Pieds unicaules	
1.	15 cm	17 cm	—	11 cm	14,5
2.	19	19,5	18	12,5	17,5
3.	14	17,5	14	10	13,5
4.	6	12	6,5	7	7
5.	—	5	—	—	—

Degré de division des feuilles. — Il diffère suivant les individus.

La très grande majorité des pieds possède des feuilles divisées. Les individus à feuilles entières ont pu être observés, mais ils sont rares. Nous décrirons l'aspect des feuilles chez un type de pieds caespiteux que l'on rencontre très souvent dans la nature. — Les figures 154 à 158 illustrent spécialement la morphologie de l'appareil foliaire. Les feuilles du nœud inférieur sont pourvues de dents peu accentuées. — Celles de la deuxième paire sont déjà nettement pennatilobées, lyrées et possèdent deux ou plusieurs paires de lobes. — Les éléments de la troisième paire ressemblent aux précédents : toutefois les lobes foliaires sont plus étroits et le lobe terminal devient lancéolé. — Les feuilles de la quatrième paire sont sub-pennatiséquées et sont formées de lobes assez étroits. — La cinquième paire possède des lobes très étroits; le lobe impair terminal a une longueur qui dépasse ordinairement celle du reste de la feuille.

La description que nous venons de donner des feuilles de *Knautia arvensis* à floraison précoce, est illustrée par les figures 154-158.

Étude morphologique des pieds de *Knautia arvensis* a floraison estivale. — Cette catégorie de *Knautia arvensis*, pas plus que la précédente, ne se présente sous un seul aspect morphologique. Nous verrons, plus loin, combien le polymorphisme en est accentué. Il n'est pas dans nos intentions de faire une étude détaillée de toutes ces formes, mais seulement de prendre quelques types très répandus pour les comparer à ceux de floraison et fructifications précoces, dont nous avons déjà fait l'histoire. Les individus dont nous allons parler maintenant, se présentent, comme ceux étudiés antérieurement, soit à l'état de pieds à souche portant un ensemble de tiges florifères

Fig. 154. — *Knautia arvensis.*
Morphologie d'un pied à floraison printanière.

Fig. 155. — *Knautia arvensis.*
Morphologie d'un deuxième pied à floraison printanière.

FIG. 156. — *Knautia arvensis*,
Morphologie d'un troisième pied
à floraison printanière.

FIG. 157. — *Knautia arvensis*.
Morphologie d'un quatrième pied
à floraison printanière.

FIG. 158. — *Knautia arvensis*.
Morphologie d'un cinquième pied à floraison printanière.

FIG. 159. — *Knautia arvensis*.
Morphologie d'un pied à floraison estivale.

(pieds caespiteux), soit de pieds portant une seule tige florifère. — La hauteur de ces pieds atteint en moyenne 60 cm., avec des oscillations de cette valeur pouvant atteindre 85 à 90 cm. — Il en résulte une différence de taille notable par rapport aux pieds des prairies, qui peuvent présenter des dimensions doubles. — Quand ces plantes sont en fleurs, leur tige porte quatre ou cinq paires de feuilles. La longueur des entre-nœuds, pour divers pieds, est de haut en bas (dimensions en centimètres) :

1.	30	11	14	15	34	15	18	28
2.	25	19	11	10	17	27	18	17
3.	8	11	10	9	6	11	6	6,5
4.	2	8	9	7	2	6	5,5	3
5.	—	6	8	5	—	3	2	—
6.	—	—	4	—	—	—	1	—

La *couleur des feuilles* est le plus souvent, surtout pour les pieds vivant sur des talus pierreux, d'un vert gris dû aux poils tecteurs couvrant le limbe. — Nous avons également trouvé des feuilles complètement glabres et d'un vert clair jaunâtre. Cette particularité s'est assez souvent vérifiée chez les individus poussant dans les stations xériques des collines calcaires sous-vosgiennes (*fig.* 159). — La *pilosité* de la tige varie dans le même sens que celle des feuilles; les individus à feuilles glabres se caractérisent également par une glabrescence presque complète de leur tige. Les individus à feuilles couvertes de poils sont velus au niveau de leur tige, et avec les mêmes particularités que dans la forme de prairies.

Longueur des feuilles (en centimètres), du nœud inférieur au nœud supérieur :

1.	—	—	—	—	—
2.	13	11	8	—	12
3.	11	14	13	16	11,5
4.	8	10	10	12	7
5.	6	—	—	8	6
6.	3,5	—	—	5	5
7.	—	—	—	—	2

Au lieu des longueurs maxima de 17 à 20 cm. rencontrées chez les pieds de prairies, nous voyons que, pour cette forme, les dimensions maxima oscillent entre 11 et 16 cm.

Degré de division des feuilles. — Comme pour la forme à floraison et fructification précoces, nous trouvons également, pour la catégorie des pieds qui nous occupe maintenant, des individus à feuilles entières et d'autres à feuilles divisées (*fig.* 159 à 161). Il nous a semblé que les pieds à feuilles entières sont plus fréquents que dans la forme des praries. Quant aux seconds, nos figures montrent que le degré de division est de beaucoup moins accentué que chez les pieds fleurissant au printemps. Il en est de même de la largeur des feuilles.

La différence principale et habituelle existant entre ces deux formes biologiques de *Knautia arvensis*, et que relève un examen morphologique comparé, consistent avant tout dans une différence des rapports de dimensions. Les pieds à floraison esti-

FIG. 160. — *Knautia arvensis.*
Morphologie d'un deuxième pied à floraison estivale.

FIG. 161. — *Knautia arvensis.*
Morphologie d'un troisième pied à floraison estivale.

vale sont de taille plus réduite que celle des pieds fleurissant au printemps; le degré de division de leur limbe est également moins prononcé : caractères visibles sur nos figures.

Nous venons de comparer des formes typiques, très communément répandues, sans entrer dans le détail des nombreuses modalités que présente leur appareil végétatif. Mais notre description n'exprime pas, de façon suffisante, le polymorphisme très prononcé de *Knautia arvensis*.

Les travaux des principaux auteurs qui se sont occupés de la description systématique de *Knautia arvensis :* (ROUY, 1903, **117** *bis*, t. VIII, p. 98; SZABO, 1911, **138**, et 1905, **137**), sont résumés dans la Flore de HEGI (1906, **69**, p. 293), qui décrit pour cette espèce quatre variétés dont trois comportent des formes plus nombreuses : 1°) *var. polymorpha* (SCHMIDT) SZABO. — 2°) *var. pseudolongifolia* SZABO. — 3°) *var. Budensis* (SIMONKAI) SZABO. — 4°) *var. Kitaibelii* (SCHULTES) SZABO.

Ainsi la variété *polymorpha* comprend elle-même *douze formes* qui sont : *f. pratensis* (SCHMIDT) SZABO (= *Scabiosa Bohemica* SCHMIDT, = *S. diversifolia* BAUMGARTEN, = *Kn. diversifolia* D. C.); *f. pinnata* A. SCHWARZ; *f. tomentosa* (WIMM. et GRAB.) SZABO (= *var. canescens* COULTER); *f. trivialis* (SCHMIDT) SZABO; *f. agrestis* (SCHMIDT) SZABO (= *f. integrifolia* G. MEYER, = *Trichera agrestis* SCHRADER, = *T. indivisa* SCHUR.); *f. hispida* MUTEL; *f. collina* (SCHMIDT) SZABO (= *var. glabrescens* GREMLI); *f. decipiens* KRASAN; *f. fallax* BRIQUET; *f. neglecta* (MEURER) SZABO (= *f. glandulosa* FROELICH, = *Scabiosa collina* HEGETSCHW. = *K. virgata* JORDAN, = *Kn. arvensis var. adenophora* GREMLI, = *K. alpestris* BRUGGER, = *var. virgata* BRIQUET); *f. vallesiaca* BEAUVERD; *f. integrata* BRIQUET.

Ces nombreuses formes, ainsi que les synonymes de certaines d'entre elles, nous indiquent le degré de complexité de la systématique de cette espèce. Cette complexité est encore accrue par l'existence d'hybrides entre *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica* : hybrides pouvant présenter des caractères intermédiaires et se rencontrer là où *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica* voisinent, à savoir : sur des prairies à la lisière des forêts, au bord des chemins forestiers (Issler, 1913, **73**, p. 172).

Il semble que, parmi les nombreuses formes que nous venons de citer dans la variété polymorphe de *Knautia arvensis*, il y a lieu de tenir compte de la distinction saisonnière précédemment établie quant à la période de floraison : distinction qui conduirait peut-être à envisager dans ces formes, deux groupes se différenciant l'un de l'autre par le moment de la floraison. — L'époque de floraison pourrait ainsi constituer un critérium biologique différentiel, entre ces deux groupes.

Essai d'interprétation.

La forme de *Knautia arvensis* à floraison printanière se développe donc *rapidement* avant la coupe du foin. Elle s'efforce d'arriver à une certaine taille lui permettant d'épanouir ses capitules à fleurs entomophiles, au même niveau ou au-dessus du niveau des herbes qui les entourent. Elle se hâte également de fleurir et de fructifier avant la fenaison : chose essentielle pour sa conservation.

La forme estivale ou automnale, au contraire, se développe très lentement. Les rosettes de feuilles, surtout celles des pieds qui se trouvent sur les talus des prairies, sont bientôt dominées par les autres herbes. Aussi la faux ne les endommage guère; et c'est seulement après que les prairies sont débarrassées des plantes qui les dominaient, qu'elles accélèrent leur développement, fleurissent et fructifient. N'ayant pas à rivaliser avec de hautes herbes, comme la forme printanière, elle arrive, malgré sa taille plus réduite, à exposer ses capitules au soleil et aux insectes.

De l'ensemble de cette étude, il ressort qu'il y a lieu de distinguer deux formes de *Knautia arvensis*, complètement indépendantes l'une de l'autre. Séparées par le temps, elles sont, en effet, liées l'une au printemps, l'autre à l'été et à l'arrière-saison. On est donc amené à rapporter ces deux formes à un dimorphisme saisonnier : *Knautia arvensis sensu lato* se subdivisant en deux formes : l'une à floraison et fructification printanières, l'autre à floraison et fructification estivales ou automnales.

Après avoir constaté l'existence d'un dimorphisme saisonnier chez la scabieuse des champs, il s'agit d'expliquer la nature de ce phénomène : les causes qui l'ont provoqué, et surtout, il s'agit de connaître quelle est son importance biologique.

Si, à notre connaissance, l'existence du dimorphisme saisonnier n'a jamais été signalée pour la scabieuse des champs, ce phénomène est connu depuis longtemps dans le monde animal. Wallace (1872, **151**, p. 146-147) est, en effet, le premier auteur qui ait employé cette expression en l'appliquant à des phénomènes particuliers observés chez certaines espèces animales. Par le terme de polymorphisme ou dimorphisme, Wallace désigne « *la coexistence dans la même localité de deux ou plusieurs formes distinctes, qui ne sont pas reliées par des formes intermédiaires, et qui toutes cependant sont parfois produites par des parents communs. Ces formes distinctes ne se présentent en général que dans le sexe femelle, et leur descendance, au lieu de se composer d'êtres hybrides, semble reproduire, dans des proportions variables, chacune des formes distinctes* ».

— Les Papillonides malais présentent quelques exemples fort curieux de ce polymorphisme.

Dorfmeister (cité d'après Brehm, 1926, **42**, p. 294-295) a pu mettre en évidence que les deux Lépidoptères indigènes : *Vanessa levana* L. et *V. prorsa* L., ne constituent que deux « apparences saisondimorphes » d'une seule et même espèce. — *V. levana* L. se montre dès le mois d'avril ou mai; *V. prorsa* issue des œufs et chenilles noires de la première, paraît en juillet-août. Ces deux formes se différencient l'une de l'autre également, par les dessins et le coloris de leurs ailes.

Le premier auteur qui ait signalé l'existence du dimorphisme saisonnier dans le monde végétal, est R. v. Wettstein (1895, **154**, p. 303). Étudiant les Gentianes, il rapporte que la plupart des Gentianes endotriches de l'Europe centrale se subdivisent chacune en deux états « saisondimorphes » qui, par la suite, ont abouti à deux espèces. De ces formes, il y en a une qui fleurit tôt, et une autre qui fleurit tard. Ces deux espèces se distinguent, en outre, l'une de l'autre par des particularités morphologiques essentielles. — L'auteur distingue donc une espèce primordiale qui s'est scindée en deux espèces plus récentes. Ainsi, l'espèce primordiale *Gentiana Austriaca s. l.* aurait donné naissance à deux espèces : *G. praeflorens* Wettst. qui fleurit tôt et *G. Austriaca* A. et J. Kern fleurissant plus tard dans l'année. De même, de *G. praecox s. l.* seraient issues *G. praecox* A. et J. Kern et *G. Carpatica* Wettst. — L'auteur a ainsi subdivisé cinq autres espèces de Gentianes en deux espèces plus récentes, la première fleurissant tôt, la deuxième tard dans l'année, à savoir : *G. Stiriaca s. l.*, en *G. praematura* (Borb.) et *G. Stiriaca* Wettst.; *G. calycina s. l.*, en *G. antecedens* Wettst. et *G. calycina* (Koch) Wettst.; *G. Sturmiana s. l.*, en *G. Norica* A. et J. Kern et *G. Sturmiana* A. et J. Kern; *G. Wettsteini s. l.*, en *G. obtusifolia* (Schm) Willd. *ad int.* et *G. Wettsteini* Murb.; *G. Rhaetica s. l.*, en *G. obtusifolia ad int.* et *G. Rhaetica* A. et J. Kern.

R. v. Wettstein est arrivé à des conclusions semblables en étudiant le genre *Euphrasia*. *Euphrasia Rostkoviana* Hayne, *E. montana* Jord., *E. curta* (Fries), *E. coerulea* Tausch, *E. brevipila* Burn et Gremli et *E. tenuis* (Brenn) constituent des paires « saisondimorphes ». Ainsi, *E. montana* Jord. se différencie de *E. Rostkovania* Hayne, la différence dans l'époque de floraison mise à part, par ses tiges simples ou ramifiées dans la partie supérieure, par ses feuilles caulinaires obtuses et ses entre-nœuds allongés. Mais, dans l'ensemble, ces deux plantes se ressemblent beaucoup : ce qui permet de conclure à une parenté très étroite.

L'auteur viennois, en collaboration avec von Sterneck, a de plus découvert l'existence de dimorphismes saisonniers dans le genre *Alectorolophus*, et ensuite dans les genres *Odontites* et *Chlora*. — Poursuivant cette étude v. Wettstein a pu étendre en 1900 cette particularité aux cinq genres suivants : *Orthantha*, *Melampyrum*, *Ononis*, *Galium* et *Campanula* (1900, **155**).

Il existe donc une analogie très frappante, sinon identité, entre les phénomènes observés par v. Wettstein et ceux que nous venons de relater chez *Knautia arvensis*. Dans les deux cas, nous voyons qu'une même espèce comprend deux formes : une forme printanière à floraison et fructification précoces des prairies, et une forme estivale et automnale à floraison et fructification attardées, pouvant exister en dehors des prairies, c'est-à-dire une paire « saisondimorphe » dont les deux éléments sont séparés l'un de l'autre par la fenaison.

Comment sont nées ces deux formes? — Il est certain que dans l'histoire biologique de la scabieuse des champs, le moment de la fenaison a dû être un moment critique et décisif. C'est là, également, l'opinion de R. v. WETTSTEIN pour les espèces qu'il a reconnues être « saisondimorphes ». — En ce qui concerne le mode de production de ces deux formes, le savant autrichien admet que toutes ces plantes « saisondimorphes », qui sont exclusivement des plantes de prairies, étaient primitivement à floraison estivale. Parmi les nombreux pieds poussant dans ces prairies à hautes herbes destinées à être fauchées régulièrement, ceux-là étaient avantagés qui étaient ou bien à floraison et à fructification précoces, ou bien à floraison et à fructification tardives. Ce caractère individuel, la sélection artificielle intervenant régulièrement, se serait fixé dans le patrimoine héréditaire, et les individus ainsi avantagés sont devenus le point de départ de deux *espèces saisondimorphes* nettement séparées.

R. v. WETTSTEIN admet donc que, dans ces cas particuliers, il y a eu formation de nouvelles espèces suivant la théorie de la sélection artificielle de DARWIN. — La conséquence biologique la plus importante des vues de v. WETTSTEIN, est que le dimorphisme saisonnier a donné naissance, à une date relativement récente, à deux nouvelles espèces encore peu différentes au point de vue morphologique, mais qui, dans la suite, peuvent offrir une différenciation plus prononcée à l'intérieur du genre. — Ainsi l'auteur cite le cas de *Euphrasia brevipila s. l.*, répandue en Europe depuis la Scandinavie jusqu'aux Alpes Méridionales. Dans les régions intermédiaires, elle se montre scindée en deux espèces « saisondimorphes » : *E. tenuis* (BRENN) et *E. brevipila* BURN. et GREMLI. *E. tenuis* prédomine surtout dans les régions septentrionales; *E. brevipila* dans les régions méridionales de l'aire de dispersion. Si nous supposons que, pour une raison ou pour une autre, l'espèce disparaît dans la zone intermédiaire, nous aurons, dans le Nord et dans le Midi de l'Europe, deux espèces morphologiquement très différentes dont les rapports phylogénétiques, bien que très étroits, seront difficiles à saisir.

Si l'opinion de v. WETTSTEIN, attribuant la naissance des formes ou espèces « saisondimorphes » à la sélection, suivant la théorie de DARWIN, paraît très plausible, il n'est pas difficile d'en formuler une autre. Au lieu de la transformation lente et graduelle des formes à floraison estivale en formes à floraison printanière, et cela sous l'influence sélective du fauchage régulier, on peut imaginer qu'il y ait eu, à partir des formes à floraison et fructification estivales, une transformation brusque, inattendue, produisant une forme à floraison et fructification précoces printanières : caractère nouveau et aussitôt héréditaire. Dans ce cas, la forme des prairies serait issue, par mutation, de la forme à floraison attardée. Cette nouvelle forme, dont le cycle sexuel est fermé au moment de la fenaison, était donc appelée, à l'exclusion de l'autre, à prendre une grande extension dans les prairies. — On serait donc là en présence d'une nouvelle espèce, ou mieux d'une *race culturale*, adaptée à une formation anthropogène, alors que l'espèce mère continuerait, inchangée comme auparavant. — Ce phénomène de la transformation des plantes sous l'influence de la culture se rencontre assez souvent : blé d'été et blé d'hiver, etc.

KERNER, en 1874 (**81**), attire l'attention sur ces individus d'une espèce qui ont la faculté de fleurir à différentes époques de l'année. Ce phénomène, KERNER l'appelle *asyngamie* par opposition à la *syngamie* qui caractérise les individus d'une espèce n'ayant qu'une seule époque de floraison. L'auteur prévoit aussitôt la grande impor-

tance que ce phénomène peut avoir dans la formation de nouvelles espèces. A ce propos, il dit (p. 10) que si, à la limite de l'aire de dispersion, un individu asyngame est porteur d'un caractère avantageux pour la plante, cet individu peut et doit devenir le point de départ d'une nouvelle espèce. Des espèces semblables se sont formées de cette façon, l'une habitant la haute montagne, l'autre la vallée, ou l'une le nord et l'autre le midi. Elles sont donc, pour ainsi dire, représentées dans deux régions généralement contiguës (exemple *Soldanella montana* et *S. alpina; Calamintha Nepeta* et *C. nepetoides, Draba aizoides* et *D. lasiocarpa*). — En ce qui concerne les rapports entre asyngamie et dimorphisme saisonnier, KERNER dit que l'asyngamie ne conduit au dimorphisme saisonnier, que si les individus asyngames sont porteurs de différences morphologiques et si, par suite d'une circonstance sélective, ces différences sont fixées dans le patrimoine héréditaire.

Une observation que nous venons de faire, pendant plusieurs années consécutives, trouve sa place ici. Il s'agit d'un pied de *Knautia arvensis* végétant au Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, dont la floraison débute au mois de mai. Elle se poursuit jusque vers le milieu du mois de juin, puis le pied dépérit. Ce pied est donc comme ceux des prairies, à floraison et fructification précoces; mais il est à noter tout spécialement que, dès le début du mois de juin, une nouvelle rosette de feuilles se forme à côté du pied en fleur. A la fin du mois de juin, ce rejeton latéral du premier pied fleurit, et cette floraison se poursuit à travers tout l'été jusqu'à l'arrière saison. Ces phénomènes se renouvellent de la même façon l'année suivante. Cette catégorie de pieds est également très fréquente dans la nature.

Nous voyons donc réunies, sur un même pied, les particularités essentielles des pieds de printemps et des pieds d'automne. Faudrait-il admettre que les pieds initiaux de *Knautia arvensis* se comportaient de la sorte, et que la faux de l'homme, en agissant sur une telle plante asyngame, n'a fait que dissocier dans l'espace ces deux plantes qui, au point de vue de leur floraison et de leur fructification, étaient déjà dissociées dans le temps?

Quoi qu'il en soit de ces théories tendant à expliquer comment cette évolution s'est réalisée, il est un fait évident, c'est que, pour *Knautia arvensis*, le dimorphisme saisonnier existe; à l'asyngamie s'adjoignent des différences d'ordre morphologique et écologique, ce qui fait des individus à floraison et fructification précoces, une entité biologique, qu'en attendant nous appelons *race culturale*. — Ce phénomène, en même temps qu'il dénote l'influence d'une intervention humaine involontaire dans l'évolution des végétaux, contribuera à jeter quelque lumière dans la systématique, jusqu'à présent si confuse, de *Knautia arvensis*.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nos recherches sur la sexualité dans la famille des Dipsacacées nous ont amené à distinguer, parmi les espèces étudiées, celles qui se sont maintenues à leur état sexuel primitif, l'hermaphrodisme, de celles dont la sexualité est en évolution vers la séparation des sexes : l'unisexualité des fleurs et des individus.

Gynodimorphisme et Androdimorphisme

Nous avons vu que les espèces du genre *Dipsacus* sont restés hermaphrodites. — L'examen de nombreuses espèces appartenant aux genres *Knautia, Scabiosa, Succisa, Pterocephalus* et *Cephalaria*, nous a permis de constater une évolution vers l'unisexualité femelle qui se traduit, au point de vue morphologique : soit par la gynomonœcie, soit par la gynodiœcie, soit par ces deux états sexuels réunis.

Nous confirmons la coexistence de la gynomonœcie et de la gynodiœcie (pléogamie femelle), chez : *Knautia arvensis, Scabiosa Columbaria, Scabiosa suaveolens*, et nous étendons cette notion à *Knautia silvatica, Knautia hybrida, Scabiosa graminifolia, Sc. lucida, Sc. ucranica, Succisa pratensis* et *Cephalaria leucantha*.

Nous avons observé la gynodiœcie seule, chez *Scabiosa Hookeri* et *Pterocephalus plumosus*. La gynomonœcie seule a été vue par nous chez : *Knautia orientalis, Scabiosa atropurpurea, Sc. caucasica, Sc. Fischeri, Sc. fumaroides, Sc. silenifolia, Sc. triniaefolia, Sc. vestina* et *Cephalaria graeca*. — *Scabiosa atropurpurea*, vue gynodioïque par Darwin en Angleterre, offre donc un cas de pléogamie femelle.

Nous avons également mis en évidence une évolution vers l'unisexualité mâle : l'existence de l'andromonœcie a été constatée, morphologiquement, chez *Cephalaria tatarica*.

Ces examens, purement morphologiques, nous enseignent que l'évolution de la sexualité se fait dans deux sens : vers la gynœcie et vers l'andrœcie.

Évolution de l'appareil sexuel male

L'étude de l'androcée des Dipsacacées étudiées, spécialement de *Knautia arvensis*, espèce prise pour type, nous a permis de voir qu'entre l'étamine constituée normalement, morphologiquement et histologiquement, et l'étamine complètement avortée, il existe une série continue et ininterrompue de formes de transition. Les réductions peuvent s'abattre, soit sur le filet, soit sur l'anthère, soit sur ces deux organes à la fois; les étamines peuvent être réduites à leurs filets, et même faire complètement défaut.

L'étude histologique associée à l'étude morphologique, nous a dévoilé que l'élément le premier atteint, dans de telles réductions gynodimorphes, est le grain de pollen. Les organes accessoires (paroi de l'anthère, filet) ne sont frappés qu'ultérieurement.

Les premiers états abortifs de l'appareil sexuel mâle, se cachent donc sous des apparences morphologiques normales. Il s'ensuit que tous les stades d'avortement, morphologiquement décelables, sont frappés de stérilité.

Le polymorphisme staminal nous a amené à distinguer plusieurs catégories principales de fleurs, de capitules et d'individus.

1° Fleurs. — *Fleurs homostaminées :* leur androcée est constitué par une seule catégorie d'étamines. — *Fleurs hétérostaminées :* leur androcée est constitué par au moins deux catégories d'étamines. — *Fleurs astaminées :* tous les vestiges de l'androcée ont disparu.

2°) Capitules. — A) *Capitules de composition homogène :* Ils ne portent qu'une seule catégorie de fleurs : *a*) capitules de fleurs hermaphrodites; *b*) capitule de fleurs à androcée atteint de réduction.

B) *Capitules de composition hétérogène.* Ils portent deux ou plusieurs catégories de fleurs et forment un bloc complexe, intermédiaire entre le capitule homogène hermaphrodite et le capitule homogène femelle. — L'existence de six modaliés de transition, nous porte à admettre que l'évolution de l'état hermaphrodite vers l'état femelle doit se faire par des bonds inégaux successifs, d'amplitude faible : des fleurs hermaphrodites homostaminées aux fleurs hermaphrodites hétérostaminées; de là, aux fleurs femelles hétérostaminées et enfin aux fleurs femelles homostaminées.

Pour cette dernière catégorie de capitules, que nous appelons *gynomonoïques* par extension du sens réel de ce mot, il n'existe pas de rapport numérique constant entre les fleurs hermaphrodites et les fleurs femelles (*Knautia arvensis* et *Knautia silvatica*). — Ces deux sortes de fleurs sont réparties, sans ordre apparent, à la surface des réceptacles de *Knautia arvensis* et de *Knautia silvatica.* — Chez *Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis*, les deux sortes de fleurs sont disposées, les unes par rapport aux autres, en zones concentriques.

3° Individus. — Parmi les *individus*, nous distinguons : 1°) les individus homocéphalés hermaphrodites; 2°) les individus homocéphalés femelles; 3°) les individus hétérocéphalés.

Individus homocéphalés hermaphrodites. — L'étude morphologique de leur état sexuel demande à être complétée par un examen histologique, et à être renouvelée, à différents moments de la floraison, pendant plusieurs années consécutives.

Individus homocéphalés femelles. — L'état sexuel de ces pieds unisexués reste constant dans le temps : l'état femelle représentant le terme ultime d'une évolution, et un état définitivement stable.

Individus hétérocéphalés. — Cette catégorie de pieds constitue un bloc complexe, intermédiaire entre les individus homocéphalés hermaphrodites et les individus homocéphalés femelles.

L'analyse, à un moment donné, d'individus pris au hasard : individus dits « *gynomonoïques* » par extension du sens réel de ce mot, permet de les subdiviser en trois groupes principaux suivant leur état plus ou moins voisin de l'unisexualité : *a*) pieds gynomonoïques avec prédominance de fleurs hermaphrodites homostaminées; les fleurs femelles sont rares. — *b*) pieds gynomonoïques comportant trois catégories de fleurs

en proportion sensiblement égales (fleurs hermaphrodites homostaminées, fleurs hermaphrodites hétérostaminées et fleurs femelles. — *c*) pieds gynomonoïques avec forte prédominance des fleurs femelles.

L'étude de la sexualité dans le temps (v. pp. 53 à 56) permet de constater, pour les pieds gynomonoïques du groupe *a*, une gynomonœcie latente : les fleurs femelles n'apparaissent que fort isolément et très irrégulièrement (*Knautia silvatica*). — D'autres individus gynomonoïques (*Knautia silvatica* et *Knautia arvensis*), suivis à des intervalles rapprochés, sont unisexués femelles au début, et hermaphrodites vers la fin de leur époque de floraison; vers le milieu de cette même époque, il y a un mélange de fleurs femelles, de fleurs hermaphrodites homostaminées et de fleurs hermaphrodites hétérostaminées.

Paragynomonœcie. — Nous distinguons une *gynomonœcie vraie* (celle dont nous venons de résumer les manifestations) inscrite dans le patrimoine héréditaire, et une *paragynomonœcie*. Cette dernière se manifeste par l'apparition, en fin de saison, sur des pieds typiquement gynomonoïques comme sur des pieds hermaphrodites, de capitules unisexués femelles pauciflores. — Cet état semble en relation avec les modifications nutritives particulières au déclin de la floraison : il est purement *phénotypique*.

Évolution de l'appareil sexuel femelle

La tendance vers l'unisexualité mâle ne s'est révélée, « *morphologiquement* », que chez *Cephalaria tatarica*.

L'existence éventuelle d'un mouvement évolutif vers l'androœcie, doit nécessairement se traduire par la stérilité du pistil. — L'intégrité de l'appareil femelle a été contrôlée par un examen *morphologique* et par un examen *biologique* (pouvoir germinatif) des fruits. Les deux méthodes aboutissent à des résultats concordants : fertilité très élevée dans le genre *Dipsacus*; fertilité très faible dans les genres *Knautia*, *Scabiosa*, *Succisa* et *Cephalaria*. — Pour ces derniers genres, le pourcentage de fertilité des pieds hermaphrodites est nettement inférieur à celui des pieds gynomonoïques et femelles. Ces faits ne peuvent s'expliquer, toutes choses égales d'ailleurs, que par l'installation d'une évolution vers l'androœcie, non encore perceptible morphologiquement.

L'étude histologique de l'appareil femelle, montre que les sacs embryonnaires destinés à avorter dans la suite, ne se distinguent en rien des sacs normaux au moment de la floraison. Ils paraissent fécondables; les premières divisions de l'œuf et du noyau secondaire fécondé peuvent même avoir lieu; puis, à un moment ou à un autre, suivant les cas, les choses en restent là.

Étude cytologique de l'appareil sexuel male

Jusqu'au moment de la mitose spermatogénétique, les phénomènes obéissent aux lois habituelles. Diverses particularités sont cependant à remarquer : les cellules-mères primordiales de pollen constituant une file axiale deviennent, sans division ultérieure, cellules-mères définitives. — La réduction chromatique a lieu normalement. — La formation de la tétrade pollinique se fait, tantôt suivant le mode quadratique, tantôt suivant le mode tétraédrique. — Les divisions cellulaires, simultanées, se font par étranglement. — Le tapis est du type amiboïde; il n'y a pas de périplasmo-

dium typique. — Au cours de la première division du noyau unique de la *cellule pollinique*, le nucléole émet des pseudopodes dont chaque extrémité est en connexion avec un chromosome. Cette division donne naissance à un noyau végétatif volumineux et à une cellule reproductrice. — Le nombre haploïde de chromosomes est habituellement 8 chez *Knautia arvensis* et 16 chez *Knautia silvatica*. — La mitose de spermatogénèse a lieu à l'intérieur de la cellule reproductrice. Elle donne naissance à deux cellules-gamètes indépendantes.

Cet état trinucléé du grain de pollen, est commun à tous les genres et espèces étudiés.

Sort du noyau végétatif du grain de pollen.

Nous avons développé les faits suivants. — Après la division spermatogénétique, le nucléole du noyau végétatif augmente de volume. Son contenu, fortement colorable (safranine, violet de gentiane), *se déverse*, par un ou deux points, *dans le nucléoplasme* environnant qui se colore ainsi lui-même intensément. — L'intensité de la coloration de ce noyau s'affaiblit; des granulations chromatophiles nombreuses apparaissent dans le cytoplasme. — Le noyau végétatif se déforme, sa membrane se plisse, le nucléole se rétracte. — Au moment de la maturité du grain de pollen, les restes du noyau végétatif sont en pleine désorganisation (fragmentation, délabrement). Dans le grain germant, le noyau végétatif peut avoir perdu, entièrement, son individualité propre.

Les faits précédents ne sont pas accidentels. Ils ont été observés par nous, constamment, dans tous les genres et espèces étudiés. — Il est à remarquer que le grain de pollen de *Morina*, trinucléé, offre aussi cette même dégénérescence du noyau végétatif : caractères familiaux des Dipsacacées.

Sort des cellules-gamètes.

Les cellules spermatiques se transforment en noyaux spermatiques, à la suite de la résorption de leur partie cytoplasmique.

Gamètes normaux. — Les noyaux-gamètes des grains mûrs, avant ou pendant leur germination sur le stigmate, sont ovales, piriformes ou légèrement allongés. Ils montrent un réseau chromatique et un nucléole très apparents. Leurs contours sont nettement délimités. On rencontre aussi des gamètes colorés uniformément, mais bien circonscrits.

Gamètes en involution. — Il existe des noyaux-gamètes se colorant d'une façon homogène, souvent allongés, hypertrophiés et montrant des vacuoles dans leur masse. Leurs contours sont festonnés, profondément sinueux ou anfractueux. — On observe aussi des noyaux-gamètes fissurés ou fracturés : ce phénomène peut aller jusqu'à une véritable et complète désintégration de l'élément nucléaire qui, comme le noyau végétatif, peut perdre complètement son individualité. — Cette dégénérescence des gamètes qui, à notre connaissance, n'avait pas encore été signalée, est fréquente chez *Knautia arvensis*, *Knautia silvatica*, *Cephalaria tatarica;* moins abondante chez *Succisa pratensis*, *Dipsacus pilosus*, *Dipsacus laciniatus*. Elle est rare chez *Dipsacus silvestris*.

De cette involution complète des trois noyaux d'un grain de pollen, il résulte des grains anucléés dont le cytoplasme est chargé de granulations chromatophiles. — *De tels grains sont encore susceptibles de germer.*

Des divisions surnuméraires, portant sur les gamètes, ont été observées chez *Dipsacus pilosus* et chez *Cephalaria tatarica.*

Polyploïdie

Au cours des mitoses du gamétophyte mâle, nous avons enregistré, chez *Knautia arvensis,* les nombres chromosomiques suivants : $n = 8$ (diploïdie normale); $n = 16$ (tétraploïdie) et $n = 24$ (hexaploïdie). — Chez *Knautia silvatica,* dans les mitoses des gamétophytes mâle et femelle, ainsi que dans des cellules somatiques, nous avons trouvé : $n = 16$ et $2n = 32$; cela, quelle que soit la forme sexuelle de cette espèce gynodimorphe.

***

Les études morphologiques, histologiques, cytologiques et biologiques, auxquelles nous avons soumis les appareils sexuels mâle et femelle des Dipsacacées, nous amènent à cette conclusion que, pour chacun de ces deux appareils, les premiers éléments frappés par les réductions, tant gynodimorphes qu'androdimorphes, ne sont pas les parties accessoires (paroi de l'anthère, filet, style, paroi ovarienne), mais bien les éléments sexuels par excellence : les gamètes. — De plus, l'appareil mâle se trouve atteint, *morphologiquement,* avant l'appareil femelle.

Nos résultats montrent aussi, que l'étude d'un état sexuel ou de l'évolution de la sexualité, doit toujours comporter deux catégories de recherches : recherches d'ordre morphologique et histologique d'une part; recherches d'ordre cytogénétique d'autre part. — Si le gynodimorphisme est, jusqu'ici, le seul état sexuel particulier d'évolution qui ait été signalé dans la famille des Dipsacacées; si l'androdimorphisme, dans ce qu'il a d'essentiel, a complètement échappé aux investigations, nous devons l'attribuer à l'application exclusive des méthodes morphologiques.

Paragynodimorphisme et paraandrodimorphisme

A côté d'un gynodimorphisme et d'un androdimorphisme vrais, il existe un paragynodimorphisme et un paraandrodimorphisme : états sexuels morphologiquement analogues aux premiers, mais non provoqués par une évolution phylogénétique vers l'unisexualité.

1°) *L'androcée est stérilisé à la suite d'une métamorphose régressive transformant les étamines en lames pétaloïdes* (*Knautia arvensis, Cephalaria leucantha*). Les étamines normales, comme les étamines en régression, peuvent se transformer (paragynodimorphisme). — Le style aussi peut être influencé et devenir pétaloïde (cas rare).

2°) *La stérilité de l'androcée peut être due à une mycocécidie florale : — a) Ustilago Scabiosae* (Sowerby) Winter produit la castration des éléments mâles chez *Knautia arvensis* et *Knautia silvatica.* Les spores du champignon se développent dans les anthères. Dans les fleurs femelles, le parasite provoque la formation d'étamines-galles (paragynodimorphisme). — *b) Peronospora violacea* Berk stérilise l'appareil mâle de *Dipsacus pilosus* et de *Knautia arvensis* (paragynodimorphisme). Dans des cas très

accentués (fréquents), cette castration peut aussi intéresser l'appareil femelle. — *c*) *Fusarium monoliniforme* Sh. *v. anthophilum* (A. Br.) Wr. stérilise le pistil de *Succisa pratensis ;* l'appareil mâle reste fonctionnel (paraandrodimorphisme).

Des réductions staminales accompagnées de modifications frappant les capitules s'observent, en fin de saison, chez *Dipsacus silvestris*. L'appareil femelle reste fertile et reproduit des *formes normales hermaphrodites* (paragynodimorphisme).

Des avortements intéressant le style s'observent chez *Scabiosa Columbaria*. La fécondation n'a pas lieu. Les fleurs se fanent à la surface du réceptacle (paraandrodimorphisme).

Des étamines en régression se remarquent, parfois, chez *Dipsacus laciniatus* (paragynodimorphisme).

Répartition géographique des trois formes sexuelles

Pour *Knautia arvensis*, *Knautia silvatica*, *Scabiosa Columbaria* et *Succisa pratensis*, le taux des individus gynomonoïques est pratiquement constant. Il oscille autour de 11%. Il est sensiblement invariable d'un endroit à un autre et d'une année à l'autre. — Les taux des pieds hermaphrodites et des pieds femelles varient en raison inverse l'un de l'autre. — Au début de la saison, les pieds femelles dominent. Plus tard ce sont les pieds hermaphrodites qui l'emportent; et les rapports numériques entre pieds hermaphrodites et pieds femelles restent, dès ce moment, constants durant toute l'époque de floraison, et sont fonction de l'espèce considérée.

Génétique. — La constance des rapports numériques entre les trois formes sexuelles se réalise, malgré leur fertilité inégale, grâce à une compensation due à ce que chacune des formes les plus fertiles (femelle ou gynomonoïque) engendre aussi, à côté de sa propre forme, une forme moins fertile. Les lois de M. Correns ne s'appliquent qu'approximativement.

La descendance issue de fruits produits par les *fleurs femelles de pieds gynomonoïques* de *Scabiosa maritima*, est elle-même gynomonoïque.

Nous avons pu obtenir, expérimentalement, l'hybride *Knautia arvensis* × *Knautia silvatica*, par croisement dans les deux sens.

Dimorphisme saisonnier

Knautia arvensis offre deux formes biologiques : 1°) Une forme à floraison et fructification printanières, qui se trouve normalement dans les prairies : accidentellement en dehors des prairies. — Endommagée ou non, cette forme termine son cycle sexuel au mois de juin, avant la coupe du foin. Durant le reste de l'année, elle ne parvient plus à fleurir. — 2°) Une forme à floraison et fructification estivales, qui fleurit seulement à partir du mois de juillet, et poursuit sa floraison jusqu'en fin de saison (octobre). — L'expérimentation a confirmé nos observations : des akènes provenant, les uns de pieds à floraison précoce, les autres de pieds à floraison tardive, donnèrent naissance à des plantes qui, dans nos plates-bandes d'essai, se comportèrent, au point de vue de leur époque de floraison, exactement comme les plantes mères dont elles descendaient.

BIBLIOGRAPHIE

1 ARBER (N.) et PARKIN (J.). — On the origin of Angiosperms. — *Jovrn. of the Linnean Society-Botany.* — 38, 1907, pp. 29-80.

2 ASPLUND (E.). — Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. — *Kungl. Svenska Vetenskap. Akadem. Handlinger.* — Bd. 61, nº 3, 1920, pp. 1-66.

3 BATESON (W.) et GAIRDNER (A. E.). — Male-sterility in flax, subject to two types of segregation. — *Journ. of Genet.* 11, 1921. — Cité d'après CHITTENDEN et PELLEW.

4 BEAUVERIE (J.). — Les Gymnospermes vivantes et fossiles. — Lyon, 1933; p. 40.

5 BEJERINCK (M. W.). — Gynodicecie bei *Daucus Carota.* — *Nederl. Kruidk. Archief.* — Série 2, pp. 245-254, 1885.

6 BERKELEY (M. J.). — Outlines of British Fungology. — London, 1860, p. 349.

7 BOHN (P. R.). — *Bull. de la Soc. Franç. de Photogr. et de Cinématographie;* 3e série, t. XIV. Paris; Nov.-Déc. 1927.

8 BRAUN (W.). — Die Haploidgeneration der Dipsaceen und ihre Bedeutung für die systematische Stellung dieser Familie. — Inaug. Dissert. Berlin, 1929.

9 BREITENBACH (W.). — Die Stammgeschichte der höheren Pflanzen. — *Humboldt Bibliothek;* Heft 11, Brackwede i. W. 1913.

10 BRESLAWETZ (L.). — Zytologische Studien über *Melandrium Album* L. — *Planta* (*Zeitschr. für wissenschaftl. Botanik*, 1927, 7, pp. 444-460.

11 BURCK (W.). — Sur des plantes qui, à l'état sauvage, présentent le caractère de races intermédiaires dans le sens de la théorie de la mutation. — *Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles*, série II, t. XI, 1906, pp. 445-461.

12 CALDWELL (O. W.). — On the life history of *Lemna minor.* — *Bot. Gaz.*, 1899; 27, pp. 37-66.

13 CAMP (G. VAN). — Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique de *Clivia miniata* REG. — *La cellule, Recueil de cytologie et d'histologie générale*, 1924; 34, pp. 5-49.

14 CANDOLLE (DE) et LAMARCK. — Flore Française. — Desray, Paris, 1815.

15 CANDOLLE (DE A. P.). — Physiologie Végétale. — Béchet, Paris, 1832.

16 CANNON (W. A.). — A morphological study of the Flower and Embryo of the Wild Oat, *Avena Fatua.* — *Proc. Calif. Acad.*, Sci III, 1, 1900, pp. 329-364.

16 *bis* CAULLERY (M.). — Le problème de l'évolution. — Paris, 1931.

17 CHAMBERLAIN (C. J.) — Contribution to the life history of *Lilium Philadelphicum.* — The pollen grain. — *Bot. Gaz.*, XXIII, 1897, pp. 423-430.

18 CHATIN (Ad.). — De l'Anthère. — Paris, 1870.

19 — De l'hermaphrodisme dans ses rapports avec la mesure de la gradation des végétaux. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1894, pp. 386-390.

20 CHIARUGI (A.). — Aposporia e apogamia in « *Artemisia nitida* » BERTOL. — *Nuov. Giorn. Bot. Ital.* — 33, 1926, pp. 501-626.

21 — L'evoluzione delle cellule del tappeto e le formazione del periplasmodio in alcune Asteraceae. — *Nuov. Giorn. Bot. Ital.* N. S., 34, 1927, pp. 783-828.

22 — Poliploidia nel genere *Knautia.* — *Nuov. Giorn. Bot. Ital.* N. S., 34, 1927, p. 864-871.

23 CHITTENDEN (R. J.) et PELLEW (C.). — A suggested interpretation of certain cases of anisogeny. — *Nature*, 119, 1927, January, p. 10.

24 CLAUSEN (P.). — Ueber das Verhalten des Anteren-Tapetums b. einig. Monocotyledones u. Ranales. — *Botan. Archiv.*, 18, 1927, pp. 1-27.

25 COOPER (G. O.). — Cytological Studies in the Chenopodiaceae. — *Bot. Gaz.*, 97, 1935, pp. 169-178.

26 CORRENS (C.). — Experimentelle Untersuchungen über die Gynodiœcie, *Ber. d. Deutsch Bot. Ges.* — XXII, 1904, pp. 506-517.

27 — Weitere Untersuchungen über die Gynodiœcie. — *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* — XXIII, 1905, pp. 452-463.

28 — Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöcischen Pflanzen. — *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, XXIV, 1906, pp. 459-474.

29 — Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit. — *Jahrb. für wiss. Bot.*, XLIV, 1907, pp. 124-173.

30 — Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiœcischen Pflanzen. — *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, XXVI, 1908, pp. 686-701.

31 — Weitere Untersuch. über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen u. ihre Beeinflussbarkeit. — *Jahrb. für wiss. Bot.*, XLV, 1908, pp. 661-700.

32 — Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. — *Sitzungsber. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss.*, 1916, pp. 448-477.

33 — Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. — Bornträger, Berlin, 1928.

34 COULTER (J. M.) et CHAMBERLAIN (J. C.). — Morphology of Angiospermus; (Morphology of Spermatophytes Part. II). — D. Appleton, New-York, 1903.

35 CUÉNOT (L.). — L'espèce. — G. Doin, Paris, 1936.

36 DAHLGREN (K. V. O.). — Zytolog. u. embryolog. Studien über d. Reihen Primulales u. Plombaginales. — *Kungl. Svenska Vetenskap. Akadem. Handlinger.* — Bd. 56, nº 4, 1916.

37 DARWIN (Ch.). — Les différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce, traduit par Ed. HECKEL. — C. Reinwald, Paris, 1878.

38 DELAUNAY (L. N.). — Anwendung der karyologischen Analyse für die Lösung der Fragen der speziellen Systematik. — Festschr. zu Ehren von S. G. NAWASCHIN (en russe). — 1927 (cité d'après KACHIDZE v. nº 80).

39 — Kern u. Art-Typische Chromosomenformen — Planta (*Zeitschr. für wiss. Bot.*), 7, 1929, pp. 100-112.

40 DOLL (W.). — Beiträge zur Kenntnis der Dipsaceen u. Dipsaceen-ähnlicher Pflanzen. — *Botan. Archiv.*, 17, 18, 1927, pp. 107-146.

41 DOP. (P.) et GAUTIÉ (A.). — Manuel de Technique Botanique. — Lamarre, Paris, 1928.

42 DORFMEISTER. — In Brehms Tierleben — Insekten, Leipzig, 1926, p. 295.

43 ELFVING (Fr.). — Studien über die Pollenkörner d. Angiospermen. — *Jenaische Zeitschr. für Naturwiss.*, 13, 1879, pp. 1-28.

44 EMBERGER (L.). — Éléments de Morphologie Florale. — Le François, Paris, 1931.

45 ENGLER (A.). — Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. — *Jahrb. für wiss. Bot.*, 1876, pp. 275-316.

46 — Die natürlichen Pflanzenfamilien. — IV. Teil Abt. 4 u. 5 — Engelmann, Leipzig, 1897.

47 — Die natürlichen Pflanzenfamilien. — Bd 14a Engelmann, Leipzig, 1926.

48 FEDORTSCHUK (W.). — Embryologische Untersuch. von *Cuscuta monogyna* VAHL u. *Cuscuta epithymum L.* — *Planta* (*Zeitschr. für wiss. Bot.*). — 14, 1931, pp. 94-111.

49 FINN (W.). — Male cells in Angiosperms. I — Spermatogenesis and fertilization in *Asclepias Cornuti.* — *Bot. Gaz.*, LXXX, 1925, pp. 1-25.

50 — Spermazellen bei *Vincetoxicum nigrum* u. *Vincetoxicum officinale.* — *Ber. der Deutsch. Bot. Ges.*, 44, 1926, pp. 133-137.

51 — Spermazellen bei *Vinca minor* u. *Vinca herbacea.* — *Ber. der Deutsch. Bot. Ges.*, 46, 1928, pp. 235-246.

52 FRIESENDAHL (A.). — Cytologische u. entwicklungsgeschichtl. Stud. an *Myricaria Germanica* DESV. — *Kungl. Svenska Vetenskap. Akadem. Handlinger.* — 48, nº 7, 1912.

53 FULLMER (E. L.). — The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva.* — *Bot. Gaz.*, XXVIII, 1899, pp. 81-88.

54 GAERTNER (C. F.). — Ueber die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche. — Stuttgart, K. F. Hering, 1849.

55 GAGER (St.). — The development of the pollinium and sperm cells in *Asclepias Cornuti*, DECAISNE. — *Annals of Botany*, 16, 1902, pp. 123-148.

56 GAUSSEN (H.). — Géographie des Plantes. — A. Colin, Paris, 1933.

57 GIARD (A.). — Sur la transformation de *Pulicaria dysenterica* GAERTN. en une plante dioïque. — *Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, t. XX, 1889, pp. 53-75.

58 GOEBEL (K.). — Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. — *Jahrb. für wiss. Bot.* — 17, 1886, pp. 207-296.

59 — Organographie der Pflanzen. — G. Fischer, Jena, 1898.

60 GOLINSKI (St. J.). — Ein Beitrag zur Entwicklungsgesch. des Androœceums u. Gynaeceums der Gräser. — *Bot. Centralbl.*, 55, 1893, pp. 1-17.

61 GUÉRIN (P.). — Développement de l'anthère et du pollen des Labiées — *C. R. Acad. Sc., Paris*, 168, 1919, pp. 182-185.

62 GUIGNARD (L.). — La double fécondation chez les Solanacées. — *Journal de Bot.*, 16, 1902, pp. 145-167.

63 — Le Jardin Bot. de la Faculté de Pharmacie de Paris, 1903.

64 GUILLERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — Traité de cytologie végétale. — Le François, Paris, 1933.

64 *bis* GUNTHART (A.). — Blütenbiologische Untersuchungen — Beiträge zur Blütenbiologie der Dipsaceen. — *Flora*, 93, 1904, pp. 199-250.

65 GUYÉNOT (E.). — La variation et l'évolution. — T. I. La variation. — Encyclop. scientif., — G. Doin, Paris, 1930.

66 HALLIER (H.). — Ueber die Morphogenie, Phylogenie u. den Generationswechsel der Achsenpflanzen. — *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*,— 20, 1902, p. 478.

67 — Vorläufiger Entwurf d. natürlichen (phylogenetischen) Systems d. Blütenpflanzen. — *Bullet. de l'herb. Boiss.*, III, 1903, p. 307.

68 HARMS (H.). — Ueber die Geschlechtsverteilung bei *Dryas octopetala* L. — *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 36, 1918, p. 292.

69 HEGI (G.). — Illustrierte Flora von Mittel-Europa. — Lehmann, München.

70 HEIDENHAIN (M.). — Ueber Kern und Protoplasma. — *Festschrift für* KOELLIKER, 1892, p. 118.

70 *bis* HERR (Ch.). — Contribution à l'étude du Pollen des Dipsacacées. — Th., Strasbg., 1934.

71 HILDEBRAND (F.). — Ueber die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen. — Dresden, 1869.

72 HOOG (J.). — Proceedings Linnean Soc., 18 déc. 1849.

73 ISSLER (E.). — Der Pflanzenbestand der Wiesen und Weiden d. hinteren Münster-und Kaysersbergertals. — Colmar, 1913.

74 — Les Associations végét. des Vosges mérid. et de la pl. rhénane avoisinante. — 2e partie : Les Garides et les Landes, Decker, Colmar, 1927.

75 JAEGER (P.). — Particularités nucléaires du grain de pollen des Dipsacacées. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 81, 1934, pp. 291-295.

76 — La polyploïdie chez le *Knautia arvensis* COULT. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 81, 1934, pp. 608-612.

76 *bis* — Nouveaux cas de gynodimorphisme chez les Dipsacacées. — *C. R. Ac. Sc.*, t. 199, 1934, p. 1239.

76 *ter* JANCHEN (E.). — Das Verhalten d. Geschlechtsfaktoren bei d. Embriosackbildung d. Blütenpflz. — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl*, 1923, 31.

77 JEFFREY (E. C.). — Polyploidy and the origin of species. — *Americ. Naturalist.*, 59, 1925, pp. 209-217.

78 JUEL (H. O.). — Untersuchungen über d. Auflös. d. Tapetenzellen in d. Pollensäcken der Angiosperm. — *Jahrb, für wiss. Bot.*, 56, 1915, p. 356.

79 KACHIDZE (N.). — in TISCHLER (G.) : Pflanzliche Chromosomenzahlen. — *Tabulae Biologicae*, IV, 1927.

80 — Karyolog. Stud. üb. d. Familie d. Dipsacaceae. — *Planta (Zeitschr. f. wiss. Bot.)*. — 7, 1929, pp. 482-502.

81 KERNER (A.). — Vorläufige Mitteilungen üb. d. Bedeutung der Asyngamie für die Entstehung neuer Arten. — *Berichte d. naturw.-mediz. Vereins- Innsbruck*, 1875, B., pp. 7-11.

82 KIRCHENER (O.). — Flora von Stuttgart u. Umgebung mit bes. Berücksichtigung d. pflanzenbiolog. Verhältnisse. — E. Ullmer, Stuttgart, 1888.

83 KISSER (J.). — Amitose, Fragmentation u. Vacuolisierung pflanzlicher Zellkerne. — *Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Math. — Naturwiss. Klasse*, Abt. I, Wien, 131, 1922, pp. 105-129.

84 KLEIN (W.). — Contribution à l'étude histolog. et chimique du pistil, du fruit et des organes végétatifs des Dipsacacées. — Boehm, Strasbourg, 1931.

85 LAVIALLE (P.). — Contribution à l'étude de l'ovaire des Composées. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 21, 1921-pp. 414-417.

86 — Sur le sac embryonnaire des Dipsacacées. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, 180, 6 avril 1925.

87 — Sur les antipodes et la rég. chalaz. de l'ovule des Dipsacacées. — *C. R. Ac. Sc. Paris*, 180, 25 mai 1925.

88 — La fertilité et la stérilité de l'androcée dans leurs rapp. avec le polymorph. staminal chez *Knautia arvensis*. — *C. R. Acad. d. Sc.*, 3 janvier 1934 (en collaboration avec M. JAEGER).

89 — La morphologie de l'androcée et la générat. haploïde mâle chez les Dipsacacées. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, Oct. 1936.

90 LECOQ (H.). — Études sur la Géographie Botanique de l'Europe. — Baillière, Paris, 1854-1858.

91 LEMESLE (R.). — Mycocécidie florale produite par le *Fusarium Monoliniforme* SH. *v. Anthophilum* (A. BR.) WR. sur le *Scab. Succisa* L. — *Rev. Gén. Bot.*, 47, 1935, p. 337.

92 LITARDIERE (R. DE). — Observat. relat. au cycle du nucléole dans la caryocinèse somatique. — *C. R. Ac. Sc. Paris*, 200, 1935, p. 342.

93 LOEW (E.). — Blütenbiolog. Floristik. — Stuttgart, 1894.

94 LOTSY (J. P.). — *Rhopalocnemis phalloides* JUNGH., a morphological-systematical study. — *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, II, 2, 1900, pp. 73-101.

95 MAGNIN (A.). — Sur l'hermaphrodisme du *Lychnis dioica* atteint d'*Ustilago*. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, 107, 1888, p. 663.

96 — Nouvelles observations sur la sexualité et la castration parasitaire. — *C. R. Ac. Sc. Paris*, 115, 1892, p. 675.

97 MAGNUS et LUDWIG. — *Vergl. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde*, n° 10, 1881.

98 MASCRÉ (M.). — Rech. sur le développement de l'anthère chez les Solanacées. — *Thèse Doct. ès. sc. natur.*; Paris, 1921.

99 — Sur l'étamine des Borraginées. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, 175, 1922, pp. 987-989.

100 MEREL (W. D.) — A contribut. to the life history of *Silphium*. — *Bot. Gaz.*, XXIX, 1900, pp. 99-133.

101 MEZ (C.). — Anleitung zu sero-diagnost. Untersuch, für Botaniker. — *Botan. Archiv.*, 1922.

102 MOHL (H. v.). — Anatomie u. Physiologie d. Gewächse : Ueb. d. Bau u. die Formen der Pollenkörner., Bern, 1834.

103 MOLLIARD (M.). — Rech. sur les Cécidies Florales. — *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér. VIII, 1895, pp. 67-245.

104 MULLER (H.). — Die Befruchtung d. Blumen durch Insekten. — Engelmann, Leipzig, 1873.

105 MURBECK (Sv.). — Ueber d. Embryolog. v. *Ruppia rostellata*. — *Kungl. Vetenskap. Akad. Handl.*, 36, n° 5, 1902.

106 PÉCHOUTRE (F.). — Biologie Florale. — Encyclopédie scientifique. — G. Doin, Paris, 1909.

107 PODDUBNAJA (W.). — Spermatogenesis bei einig. Compositen. — *Planta (Zeitschr. f. wiss. Bot.)*, 1927, pp. 284-298.

108 PODDUBNAJA-ARNOLDI. — Ein Vers. d. Anwend. d. embryolog. Meth. bei d. Lösung einig. systemat. Fragen. — *Beihefte z. Bot. Centralblatt*, 48; 2; 1931, pp. 141-237.

109 — Künstl. Kultur u. zytolog. Untersuch d. Pollenschlauches von *Senecio Platanifolius* BENTH. — *Planta (Zeitschr. f. wiss. Botanik)*, 19, 1933, pp. 299-304.

109 *bis* — Ueber Spermazellen bei den Dipsaceen. — *Planta*, 21, 1933, pp. 381-386.

110 PODDUBNAJA-ARNOLDI et DIANOWA (V.). — Eine Zytoembryolog. Untersuch. einig. Arten d. Gattung. *Taraxacum* — *Planta (Zeitschrift f. wiss. Bot.)*, 23, 1934, pp. 19-46.

111 RABENHORST. — Kryptogamen Flora. — Kummer, Leipzig, 1884, vol. I/1, pp. 98-99.

112 RAUNKIAER (C.). — Om taforholdene mellem... — *Botan. Tidskr.*, XXVI, 1905, p. 86 (cité d'après M. CORRENS).

113 — Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. — *Overs. Kongl. Dansk. Videnskab. Selsk. Forhandl.*, 1906, pp. 31-39.

114 REHMANN (A.). — Einige Notizen üb. d. Vegetat. d. nördl. Gestade d. Schwarzen Meeres.

115 RISSE (K.). — Chromosomenzahlen u. Periplasmodiumbildung in d. Familie der Dipsacaceen. — *Ber d. Deutsch. Bot. Ges.*, 44, 1926, p. 296.

116 — Beitr. zur Zytologie d. Dipsaceen. — *Bot. Areh.*, 23, 1929, pp. 266-288.

117 ROTMISTROW (W.). — Eine d. Ursachen d. Mannigfaltigkeit in d. Natur. — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl*, 37, 1925, pp. 343-357.

117 *bis* ROUY (G.). — Flore de France. — Paris, 1903, t. VIII, p. 100.

118 ROZE (E.). — L'*Ustilago caricis* FUCKEL (*U. urceolorum* TUL.). — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 35, 1888, p. 277.

119 SCHAFFNER (J. H.). — The embryo sac of *Alisma plantago*. — *Bot. Gaz.*, 21, 1896, pp. 123-132.

120 — Contrib. to the life history of *Saggittaria variabilis*. — *Bot. Gaz.*, 23, 1897, pp. 252-273.

121 SCHELLENBERG (H. C.). — Beiträge z. Kryptogamenflora d. Schweiz, Bd. III, 1911, pp. 56-58.

122 SCHNARF (K.). — Handbuch d. Pflanzen-Anatomie. — Embryologie der Angiospermen. — Bornträger, Berlin, 1929.

123 SCHNEIDER (H.). — Morpholog. u. Entwicklungsgesch. Unters. an *Thelygonum Cynocrambe* L. — *Flora*, 106, 1914, pp. 18-24.

124 SCHNIEWIND-THIES (J.). — Die Reduckt. d. Chromosomenzahl u. die ihr folg. Kernteil. in d. Embryosackmutterzellen d. Angiosp. — Fischer, Jena, 1901.

125 SCHROETER (J.). — Ueber *Peronospora violacea* BERK. u. einige verw. Arten. — *Hedwigia*, 1874, pp. 177-184.

126 SCHULZ (A.). — Beiträge z. Kenntnis d. Bestäubungseinrichtungen u. Geschlechtsverteilung bei d. Pflanzen. — *Bibliotheca botanica*, Cassel, 1888, Heft, n° 10, pp. 1-103 et 1890, Heft, n° 17, pp. 1-224.

127 SCHUERHOFF (P. N.). — Ueber d. Teilung d. generativ. Kerns vor der Keimung des Pollenkorus. — *Arch. f. Zellforschung*, 15, 1919, pp. 145-159).

128 — Die Befruchtung von *Viscum album* L. — *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* — 40, 1922, pp. 314-316.

129 — Die Zytologie der Blütenpflanzen. — Enke, Stuttgart, 1926.

130 SHATTUCK (H.). — A morphological study of *Ulmus Americana*, *Bot. Gaz.*, 40, 1905, pp. 209-223.

131 SMITH (R.). — A contribut. to the life history of the Pontederiaceae, *Bot. Gaz.*, 25, 1898, pp. 324-337.

132 STRASSBURGER (E.). — Neue Untersuch. üb. d. Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, Jena, 1884.

133 — Versuche mit dioecischen Pflanzen in Rucksicht auf Geschlechtsverteilung. — *Biolog, Centralbl.*, 20, 1900.

134 — Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger u. Reduktionsteilung. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 45, 1908, p. 544.

135 — Ueber geschlechtsbestimmende Ursachen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 48, 1910, p. 456.

136 SUESSENGUTH (K.). — Ueb. die Pseudogamie bei *Zygopetalum Mackayi* HOOK. — *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 41, 1923, p. 18.

137 SZABO (Z. v.). — Monographie der Gattung *Knautia*. Inaugural Dissertat. — Leipzig, 1905.

138 — A *Knautia* Génusz monographiàja. — Budapest, 1911.

139 TAHARA (M.). — in : Allgemeine Pflanzenkaryologie; TISCHLER G., 1922, p. 573.

140 TIMM (H.). — Untersuch. üb. die Sterilitätsursachen von *Hemerocallis fulva* u. *citrina*. — *Planta. (Zeitschr. f. wiss. Bot.)*, 5, 1928, pp. 784-808.

141 TISCHLER (G.). — Die Periplasmodiumbildung in d. Anther. d. Commelin. u. Ausblicke auf d. Verhalt. d. Tapetenzellen b. d. übrig. Monokotyl. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1915, pp. 53-90.

142 TRANKOWSKY (D. A.). — Zytolog. Beobacht. üb. d. Entwicklung d. Pollenschläuche einig. Angiosp. — *Planta (Zeitschr. f. wiss. Bot.)*, 12, 1930, pp. 1-18.

143 TULASNE (Ch. et L. R.). — Mém. sur les Ustilaginées comparées aux Urédinées. — *Ann. sc. nat. — Bot.*, sér. III, 7, 1847, pp. 13-127.

144 UEXKUELL-GYLLENBAND (Mme von). — Phylogenie d. Blütenformen u. d. Geschlechtsverteilung bei d. Compositen. — *Bibliotheca Bot.* 52, 1901.

145 ULBRICH (E.). — Biologie d. Früchte u. Samen. — Berlin, 1928.

146 UMIKER (O.). — Entwicklungsgeschichtlich-cytolog. Untersuch. an *Helosis guyanensis* Rich. — Inaugural Dissertat. Speyer et Kaerner, Freiburg i. Br., 1920.

147 VAN TIEGHEM (Ph.). — Remarques sur les Dipsacacées. — *Ann. sc. nat. Bot.*, série IX, 10, 1909, pp. 148-200.

148 VAUCHER (J. P.). — Hist. physiolog. des plantes d'Europe. — Paris, 1841.

149 VELENOVSKY (J.). — Vergleichende Stud. üb. die *Salix* Blüte. — *Beih. z. Bot. Centralblatt*, 17, 1904, pp. 123-128.

150 VUILLEMIN (P.). — Sur les effets du parasitisme de l'*Ustilago antherar.* — *C. R. Acad. Sc. Paris*, 113, 1891, pp. 662-664.

151 WALLACE (R.). — La sélection naturelle, 1872.

152 WARMING (E.). — Ueber Pollenbildende Phyllome u. Kaulome. — *Botan. Abhandl.*, 2. 1873, pp. 1-90.

153 WETTSTEIN (Fr. v.). — Ueber Fragen d. Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. — *Naturwissenschaften*, 12, 1924, pp. 761-768.

153 *bis* — Künst. haploide Parthenogen bei *Vaucheria.* — *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 38, 1920, pp. 260. 266.

154 WETTSTEIN (R. v.). — Saison-Dimorphismus u. Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche. — *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 13, 1895, pp. 303-313.

155 — Untersuch. über d. Saison-Dimorphismus im Pflanzenreich. — *Denkschr. d. math-naturwiss. Classe d. Kais. Akad. d. Wiss.*, Wien, Bd. L, XX, 1900.

156 — Fakultative Parthenogenesis beim Hopfen (*Humulus Lupulus*). — *Flora*, 1925, pp. 600-604.

157 WIEGAND (R. M.). — The development of the microsporangium and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton.* — *Bot. Gaz.*, 28, 1899, pp. 328-359.

158 WILLIS (J. C.) — On gynodiœcisme (third paper), with a preliminary note upon the origin of this and similar phenomena. — *Proceed of the Cambr. Philos. Soc.* Vol. VIII, 1893 (cité d'après Correns et Péchoutre).

159 WULFF (H. D.). — Beitr. z. Kenntnis d. männlichen Gametophyt. d. Angiospermen. — *Planta* (*Zeitschr. f. wiss. Bot.*), 21, 1933, pp. 12-50).

160 WYLIE (R.). — The morphology of *Elodea Canadensis.* — *Bot. Gaz.*, 37, 1904, pp. 1-22.

161 — Sperms of *Vallisneria.* — *Bot. Gaz.*, 75, 1923, pp. 191-202.

162 ZIMMERMANN (A.). — Die Morphologie u. Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. — Jena, 1896.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION V

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I. — Aperçu sur l'évolution de la sexualité chez les plantes supérieures 1

CHAPITRE II. — Étude des états floraux intermédiaires entre l'hermaphrodisme et l'unisexualité :

Gynodimorphisme 7
Androdimorphisme 9

CHAPITRE III. — Gynodimorphisme chez les Dipsacacées 11

Androdimorphisme chez les Dipsacacées 15

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE I. — Étude générale de l'évolution de l'appareil sexuel mâle chez les Dipsacacées 17

Sous-Chapitre I. — L'étamine. — Description du polymorphisme staminal chez les Dipsacacées 18

Sous-Chapitre II. — La fleur. — Étude des différentes catégories de fleurs résultant du polymorphisme staminal 24

Sous-Chapitre III. — Le capitule. — Étude des différentes catégories de capitules résultant du polymorphisme staminal 30

Sous-Chapitre IV. — L'individu. — Étude des différentes catégories d'individus résultant du polymorphisme staminal 43

CHAPITRE II. — Étude de l'évolution de l'appareil sexuel femelle chez les Dipsacacées 67

Sous-Chapitre. I — Style et Stigmate 68

Sous-Chapitre II. — La partie ovarienne (Fertilité et stérilité) 71

Sous-Chapitre III. — Étude histologique de la partie ovarienne du pistil 105

CHAPITRE III. — Étude histologique, cytologique et caryologique de la sexualité mâle chez les Dipsacacées 110

Sous-Chapitre I. — Étude du développement de l'appareil sexuel mâle 115

Sous-Chapitre II. — Étude de l'évolution et du sort du noyau végétatif du grain de pollen des Dipsacacées 131

Pages

Sous-Chapitre III. — Étude de l'évolution et du sort des gamètes du grain de pollen des Dipsacacées 139

Sous-Chapitre IV. — Études caryologiques. — Polyploïdie 152

CHAPITRE IV. — Le Paragynodimorphisme et le Paraandrodimorphisme 158

TROISIÈME PARTIE

CHAPITRE I. — Étude de la répartition dans l'espace des différentes formes sexuelles de Dipsacacées gynodimorphes 179

CHAPITRE II. — Génétique. — Étude de la descendance des diverses formes sexuelles de Dipsacacées gynodimorphes 190

CHAPITRE III. — Le dimorphisme saisonnier chez *Knautia arvensis* 204

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 219

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 225

IMP. ARTS GRAPHIQUES – NANCY

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Physiologie : Le mécanisme de l'assimilation chlorophyllienne.

Géologie : Les Monocotylédones fossiles.

VU ET APPROUVÉ :
Strasbourg, le 7 novembre 1936.
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
Signé : A. DANJON.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :
Strasbourg, le 9 novembre 1936
Le Recteur de l'Académie,
Président du Conseil de l'Université,
Signé : J. DRESCH.